

Zeitschrift

für

WISSENSCHAFTLICHE ZOOLOGIE

begründet

von

Carl Theodor v. Siebold und Albert v. Kölliker

herausgegeben von

Albert v. Kölliker
Professor a. d. Universität zu Würzburg

und

Ernst Ehlers
Professor a. d. Universität zu Göttingen

Sechsundsiebzigster Band

Mit 32 Tafeln und 80 Figuren im Text

LEIPZIG
Verlag von Wilhelm Engelmann
1904.

Inhalt des sechsundsiebzigsten Bandes.

Erstes Heft.

Ausgegeben den 19. Januar 1904.

Zweites Heft.

Ausgegeben den 8. März 1904.

Drittes Heft.

Ausgegeben den 22. März 1904.

Viertes Heft.

Ausgegeben den 12. April 1904.

Die Entwicklung und Bedeutung des Glaskörpers.

Ein in der Sitzung der Anatomischen Gesellschaft vom 31. Mai 1903 in Heidelberg gehaltener Vortrag

von

A. Kölliker.

Mit Tafel I—IV.

Die vielbesprochene Frage der Entwicklung und Bedeutung des Corpus vitreum hat in den letzten Jahren eine eigentümliche Wendung genommen, indem zu den früheren Auffassungen, denen zufolge der Glaskörper entweder eine mesodermatische Bildung sei (die meisten Autoren), oder als ein Transsudat bezeichnet werden müsse (KESSLER), zwei ganz neue Hypothesen sich gesellt haben, die das betreffende Organ als eine ektodermale Bildung bezeichnen und dieselbe entweder von der Retina ableiten (TORNATOLA) oder von der Linse (v. LENHOSSÉK).

Eine nähere Darlegung dieser neuen Auffassungen ergibt folgendes:

I. Retinaler Ursprung des Corpus vitreum.

S. TORNATOLA behauptet in seiner ausführlichen Abhandlung: »Ricerche embriologiche sull' Occhio dei vertebrati Messina 1898, Tipografia d'Amico, p. 50, Tav. VII«, daß der Glaskörper ohne dazwischen liegende Membran in direkter Verbindung mit der Retina stehe und belegt dies beim Hühnchen, Menschen und mehreren Säugern durch eine Anzahl von Figuren, die beweisen sollen, daß die Zellen der embryonalen Retina zuerst in Kegel und dann in Fäserchen auslaufen, die, indem sie vielfach anastomosieren, das Gewebe des Corpus vitreum bilden. Anfangs läßt sich nach TORNATOLA der Ursprung dieser Fäserchen bis zur sechsten Reihe der Retinazellen nach außen verfolgen, später sollen dieselben dagegen nur von den innersten

Zellen abstammen. Tornatola erklärt demzufolge, daß der Glaskörper kein mesodermatisches Gewebe sei, sondern als eine Absonderung gewisser Zellen der Retina aufgefaßt werden müsse. Demnach sei der Glaskörper kein Gewebe in gewöhnlichem Sinne, da derselbe keine Zellen enthalte, die ihm angehören.

Als Stütze seiner Auffassung zieht Tornatola besonders auch die Resultate herbei, zu denen die feinere Anatomie der Augen bei den Wirbellosen gelangt ist und verweist vor allem auf die Beobachtungen von Carrière bei den Gasteropoden, der im Auge dieser Tiere neben den Nervenzellen der Retina besondere absondernde Zellen beschreibt, welche »Sekretzellen« mit der Ausscheidung des Augeninhaltes, sei dieser nun Glaskörper mit Linse oder ohne eine solche, betraut seien. Tornatola erwähnt außerdem besonders auch Grenacher, der in seiner Arbeit über das Auge der Heteropoden die Sekretzellen von Carrière »Emplemzellen« nennt und Emplem alle von solchen Zellen im Inneren des Auges gelieferten Produkte, mögen dieselben flüssig, gallertig oder fest, geformt oder ungeformt sich darstellen.

War es durch diesen Hinweis auf vergleichend-anatomische Tatsachen unzweifelhaft Tornatola gelungen, seine Annahmen über die Entwicklung des Glaskörpers aus der Netzhaut zu stützen, so ist doch auf der andern Seite zu bemerken, daß seine direkten Beweise für seine Hypothese nicht so bestimmt als wünschbar sind, was namentlich von den Abbildungen gilt, die meist als zu blaß und undeutlich bezeichnet werden müssen. Immerhin ist nicht zu bezweifeln, daß Tornatola in der Tat den Ursprung von Glaskörperfasern aus der Retina als erster wahrgenommen hat.

Diese neuen Angaben von Tornatola fanden bald Unterstützung in Beobachtungen von C. Rabl, Fischel, Addario und Van Pée von denen die Erstgenannten nur kurze, mehr gelegentlich gemachte Beobachtungen mitteilen.

C. Rabl kommt in seiner großen Linsenarbeit (III. Teil S. 28 dieser Zeitschr. Bd. LVII 1899) mit folgenden Worten auf die Frage der Entwicklung des Glaskörpers zu sprechen: »In Beziehung auf die histologische Bedeutung der Zonulafasern schließe ich mich an Schön an, wenigstens insofern, als er einen Teil der Fasern von den Zellen der Pars ciliaris retinae ausgehen läßt. Vom genetischen Standpunkte aus ... müssen wir die Zonulafasern als basale Ausläufer dieser Zellen auffassen. Sie sind also der Retina im weiteren Sinne des Wortes zuzurechnen. Aber nicht bloß die Zonula, sondern

auch den Glaskörper sehe ich für eine Bildung an, welche genetisch mit der Retina zusammengehört. Man sehe sich nur einmal die Stelle an, wo beim Embryo der Glaskörper zur Entwicklung kommt. Überall entspricht diese dem Übergang der Pars optica retinae in die Pars coeca. Hier tritt der Glaskörper zuerst in die Erscheinung und von hier aus breitet er sich weiter aus. In diesem Raume sind aber bei allen niederen Wirbeltieren bis zu den Säugetieren hinauf gar keine Mesodermzellen gelegen, welche den Glaskörper bilden könnten. Nur bei den Säugetieren könnte man durch die zahlreichen, vielleicht von etwas Bindegewebe begleiteten Gefäße, welche sich zwischen Linse und Augenblase eindrängen, in Versuchung geführt werden, an einen mesodermalen Ursprung des Glaskörpers zu denken; aber die Verhältnisse, die hier vorliegen, sind rein sekundärer Natur, sie finden ihre Erklärung lediglich in dem außerordentlichen Wachstum der Säugetierlinse, aber sie haben nichts mit der Bildung des Glaskörpers zu tun. Retina, Zonula und Glaskörper sind rein ektodermale Bildungen und gehören genetisch innig zusammen. Mit dieser Auffassung stimmt auch das interessante Bild zusammen, das Retzius von der Faserung des Glaskörpers des Frosches gegeben hat. — Ich setze mich durch meine histogenetische Auffassung des Glaskörpers in Widerspruch mit der bisherigen Lehrmeinung. Nur Tornatola hat kürzlich eine ähnliche Auffassung geäußert.«

Wie man aus diesem Zitate ersieht, erfährt man von C. Rabl über die Art und Weise der Entwicklung des Glaskörpers nichts Näheres. Dagegen verweist Rabl in seiner letzten Mitteilung vom 20. Januar 1903 im Anatomischen Anzeiger Nr. 25 nicht nur auf die mittlerweile erschienenen Arbeiten von Addario und Van Pée, sondern gibt auch eine kurze Darstellung seiner eignen übereinstimmenden Beobachtungen beim Schweine, Schafe und dem Menschen (S. 578) und bei Selachiern und Amphibien, wogegen es ihm beim Huhne nicht gelang Ähnliches zu finden (S. 579).

Gleichzeitig mit Rabl hat auch Fischel in seiner schönen Arbeit »Die Regeneration der Linse« in den Anatomischen Heften Bd. XIV 1900, S. 28 über die Glaskörperfrage Beobachtungen angestellt. Bei seinen Untersuchungen über die Regeneration der Linse bei Salamanderembryonen sah Fischel, daß in der Grenzzone zwischen der Pars optica und coeca retinae die Netzhautzellen (welche?) nach dem Augeninnern in feinste Fäserchen sich verlängern, die zunächst zu einem Netzwerk sich verflechten. Aus diesem gehen wieder feine Fasern aus, die die vordere Grenzschicht des Glaskörpers bilden.

Das erwähnte Netzwerk hängt nach hinten direkt mit der Limitans zusammen, welche Haut FISCHEL als das Resultat einer Verfilzung der Glaskörperfibrillen auffaßt und findet, daß dieselbe mit den kegelförmigen Enden der Stützfasern verbunden sei. Man könne deshalb auf Grund des histologischen Zusammenhanges der Limitans interna die vordere Grenzschicht des Glaskörpers selbst und das zwischen diesen beiden ausgespannte, den Glaskörper darstellende Netz von Fasern als ein zusammenhängendes Ganzes und als Produkt der Retina sich vorstellen.

C. ADDARIO[1] gibt S. 53 über seine den Glaskörper betreffenden Erfahrungen folgende Zusammenstellung:

a) Der feste oder faserige Teil des Glaskörpers entwickelt sich aus dem hinteren Teil des Orbiculus ciliaris, d. h. zwischen der Ora serrata und dem Anfange der Zonula Zinnii.

b) Die Fasern der Grundlage (impalcatura) des Glaskörpers sind nichts als protoplasmatische Ausläufer des Epithels der genannten Stelle des Orbiculus ciliaris.

c) Der Glaskörper grenzt vorn an die Zonula mit einem Stratum limitans anterius, mit einem weniger dichten und homogenen Stratum limitans posterius an die Limitans interna der Retina.

d) Diese Limitans interna retinae endet an der Ora serrata.

e) Eine Membrana hyaloidea existiert nicht.

Was die Zonula Zinnii anlangt, so faßt ADDARIO seine Beobachtungen über diesen Teil folgendermaßen zusammen (S. 67):

a) Die Zonula besteht ausschließlich aus Fasern und beginnt 1—1,5 mm vor der Ora serrata unmittelbar vor dem Ursprunge des Stratum limitans anterius des Glaskörpers.

b) Die Zonulafasern entstehen ausschließlich als Protoplasmafortsätze des nicht pigmentierten Epithels der Pars ciliaris retinae.

c) Ein Canalis Petiti existiert nicht, sondern nur Räume in der Zonula.

Die Beobachtungen ADDARIOS sind durch sehr deutliche und belehrende Zeichnungen versinnlicht und geben die besten bisher vorliegenden Abbildungen über den Ursprung der Zonula und der Glaskörperfasern der Pars ciliaris retinae.

Weiter hat VAN PÉE (Recherches sur l'origine du corps vitré, Arch. de Biologie LXIX 1902, p. 367—385, 2 Planches) über die

[1] Sulla struttura del vitreo embrionale e dei neonati, sulla matrice del vitreo e sull' origine della Zonula. Pavia 1902. p. 75. Tav. IX.

Bildung des Glaskörpers sich geäußert und seine Grundansicht dahin ausgesprochen, daß das Corpus vitreum bei den von ihm untersuchten Geschöpfen aus zwei Teilen sich aufbaue, einmal einem mesodermatischen und zweitens einem epithelialen. Der epitheliale Anteil entstammt einmal der Retina und zweitens der Linse. Letzterer besteht aus kurzen Fäserchen, die an der Glaskörperfläche der Linse sich entwickeln, jedoch nur kurzen Bestand haben und bald ganz schwinden, während zugleich die Linsenkapsel erscheint. Der Retina-Anteil des Glaskörpers dagegen besteht aus langen radiären Fortsätzen der Retina, die anfänglich den Glaskörper allein darstellen und mit Anastomosen ein zierliches Flechtwerk bilden, später jedoch, wenn die Glaskörpergefäße sich entwickeln, immer mehr zurücktreten vor dem Anteil des Glaskörpers, der im Zusammenhang mit dem Mesoderm sich entwickelt. Dieser mesodermatische Teil besteht aus einem lockeren Bindegewebe mit sternförmigen anastomosierenden Zellen und zahlreichen, konzentrisch angeordneten Fibrillen.

Beachtung verdient noch die Angabe von Van Pée (S. 374), daß auch das vordere Epithel der Linse protoplasmatische Fortsätze abgibt, ebenso wie solche an der hinteren Linsenfläche sich finden, ja daß selbst die angrenzenden Teile des Ektoderms an ihrer tiefen Fläche solche Ausläufer besitzen.

II. Lentikulärer Ursprung des Corpus vitreum.

Den Schluß der neuen Angaben über die Entwicklung des Glaskörpers macht die große Arbeit von v. Lenhossék (Die Entwicklung des Glaskörpers, der ungarischen Akademie der Wissenschaften vorgelegt am 20. Oktober 1902, Leipzig, F. C. W. Vogel 1903), in welcher der Versuch unternommen wird, dieses Organ einzig und allein von der Linse abzuleiten, indem der Autor zugleich nachweist, daß, wie schon Van Pée angegeben hat, nicht nur die hinteren Enden der Linsenfasern, sondern auch die vorderen Epithelzellen dieses Organs an ihrer basalen Fläche in Fasern auswachsen und eine Anlage eines vorderen Glaskörpers erzeugen. Die hinteren Ausläufer der Linsenfasern läßt v. Lenhossék durch seitliche Ausläufer sich verbinden und nach und nach zu einem Anhange der Linse von verwickeltem Bau sich gestalten. Nach v. Lenhossék wachsen nun in das Fibrillengitter der hinteren Linsenwand allmählich auch mesodermatische Teile, Gefäße und Zellen, hinein und dann soll sich dasselbe, obschon noch wenig entwickelt, von der Linse, an der zugleich die Linsen-

kapsel sich zeige und die anfänglichen kegelförmigen Auswüchse der Linsenfasern verschwinden, ganz ablösen, und in seinem weiteren Wachstum ganz auf sich selbst angewiesen sein (l. c. S. 59)! Wie dieses Wachstum sich macht, erfährt man freilich von v. Lenhossék nicht, denn seine Äußerung, daß das abgelöste Glaskörperfasersystem einem netzförmigen kernlosen Syncytium zu vergleichen sei, das nun mit der Fähigkeit der Assimilation von Stoffen ausgestattet, sich selbst zu ernähren und weiter zu entwickeln vermöge, gibt doch keine Erklärung.

In einer Kritik der v. Lenhossékschen Hypothese bemerkt Rabl (Anatom. Anzeiger 1903 Nr. 25):

1) Daß bei allen Wirbeltieren von den Vögeln an abwärts die Linse sehr scharf begrenzt sei und nirgends Linsenfasernfortsätze sich finden.

2) Ganz anders verhalten sich die Säugetiere. Hier findet auch Rabl das v. Lenhossémsche Fasersystem und bestätigte er die spätere Trennung desselben von der Linse. Was aus demselben wird, darüber meldet nun freilich Rabl nichts; doch erklärt derselbe ganz kurz, daß er eine Beteiligung der Linse an dem Aufbau des Glaskörpers nicht anzunehmen imstande sei und erklärt am Schlusse seiner Mitteilung, der perilentikuläre Faserfilz von v. Lenhossék dürfte seine Aufgabe darin finden, das Rete vasculosum lentis an der Linse festzuhalten. Auf der andern Seite schließt sich Rabl, wie schon oben angeführt wurde, ganz bestimmt der Lehre von Tornatola und Van Pée über die Beteiligung der Retina an der Bildung des Glaskörpers an! Den Widerspruch, der in diesen Darstellungen C. Rabls liegt, vermag ich nicht zu lösen. Auf der einen Seite bestätigt er v. Lenhosséks Schilderung des lentikulären Fasernetzes, während er auf der andern die Bildung des Glaskörpers von der Retina aus behauptet!

Nach dieser Darlegung der neuesten Untersuchungen über die Entwicklung des Glaskörpers komme ich nun zu einer kritischen Beleuchtung der Hauptaufstellungen und will ich von vornherein bemerken, daß ich nur zwei Entstehungsweisen des Glaskörpers annehme und zwar erstens eine ektodermatische von der Retina ausgehende und zweitens eine mesodermatische.

A. Retinaler Glaskörper.

In erster Linie hebe ich hervor, daß ich eine doppelte Beziehung des Corpus vitreum zur Retina annehme, indem ein Teil

desselben von der Pars optica der Netzhaut entspringt, den ich den retinalen Glaskörper im engeren Sinne oder den primitiven Glaskörper nenne, während ein zweiter Teil von der Pars coeca oder ciliaris ausgeht, den ich als »ciliaren Glaskörper« bezeichnen will. Von diesen beiden Teilen ist der letztere bei weitem der wichtigere. Während der retinale Glaskörper nur bei ganz jungen Embryonen und bei der ersten Entstehung des Glaskörpers eine Rolle spielt und bald vergeht, wenigstens nicht mehr als solcher nachweisbar ist, entwickelt sich der ciliare Glaskörper von dem Augenblicke an, in welchem die Pars ciliaris aufgetreten ist.

1) Der retinale Glaskörper im engeren Sinne tritt meinen Beobachtungen zufolge sehr früh in die erste Erscheinung, indem schon die primitive Augenblase an ihrer distalen oder oberflächlichen Wand die ersten Spuren der retinalen Glaskörperfäserchen zeigt (Figg. 1, 2). Sobald dann die sekundäre Augenblase sich entwickelt, werden die Auswüchse an ihrer distalen Wand je länger um so stärker und bilden dann in ihrer Totalität eine zwischen der Netzhaut und der Linse gelegene helle streifige Zone, die im Grunde des Auges ihre größte Dicke besitzt, gegen den Rand der Augenblase sich verschmälert und endlich ganz ausläuft (Figg. 3, 4, 7, 10). Wo diese Lage, die auch als primitiver Glaskörper bezeichnet werden kann, am entwickeltsten ist, kommt dieselbe ungefähr der Retina an Dicke gleich, bleibt jedoch häufig etwas darunter; auch ist zu bemerken, daß dieselbe nur kurze Zeit, wenn man so sagen darf, rein sich erhält, indem sehr bald Gefäße und Bindesubstanzzellen in sie eindringen und ihren Zusammenhang, ihre Gleichartigkeit verändern.

Was nun den genaueren Bau dieses retinalen Glaskörpers betrifft, so besteht derselbe wesentlich aus ungemein vielen radiären Fasern, die alle verbreitert wie mit kurzen Kegeln an der innern Begrenzung der Netzhaut beginnen und geradeswegs in der Richtung auf die Linse zu verlaufen (Fig. 11). Bei dem jüngsten Auge, das mir vorkam, eines 10 mm langen Schafembryo, bei dem der primitive Glaskörper sehr schmal (von 11 μ) war (Fig. 3), standen die Glaskörperfäserchen alle schief distalwärts gegen den Rand der sekundären Blase gerichtet, von welchen Biegungen auch der 30 μ dicke Glaskörper eines 11 mm langen Schweinsembryo Andeutungen zeigte (Fig. 5). Am schönsten und entwickeltsten fand ich die Glaskörperfasern bei einem Rinde von 15 mm (Fig. 11), bei welchem dieselben nicht nur im Grunde des Auges zu beiden Seiten

des Gefäßtrichters, sondern auch am Umschlagsrande der sekundären Blase sehr schön zu sehen waren (Fig. 12) und einen Glaskörper von 53—102 μ Dicke erzeugten. Bei starken Vergrößerungen sah man von den Fasern feinste Nebenästchen ausgehen, die deutliche enge Netze bildeten, in denen an manchen Orten auch meridionale Faserzüge, wie v. Lenhossék sie beschreibt, zu erkennen waren (Fig. 4). Die Retina hatte in allen diesen Gegenden einen stark gezackten Rand und ließ keine Spur einer Limitans interna erkennen.

Wie verändert sich nun dieser primitive Glaskörper bei der weiteren Entwicklung des Auges, eine Frage, die noch niemand besprochen hat? Meinen Erfahrungen zufolge verliert sich nach und nach die Fähigkeit der Pars optica retinae Glaskörperfäserchen zu bilden und zwar zuerst im Grunde des Auges um die Eintrittsstelle des Nervus opticus und der Arteria hyaloidea herum. Hier schwindet das zackige Aussehen der Begrenzung der Retina (Fig. 8) und tritt zugleich eine zarte Limitans interna auf, die auch oft genug abgehoben dem Glaskörper anliegend wahrzunehmen ist (Fig. 18 vom Menschen). Nach und nach vergehen dann im ganzen Umkreise der Pars optica die Zacken der Glaskörperfasern und ist beim Rinde von 4 cm (Fig. 15) einzig und allein an dem dünnsten, letzten Abschnitte des Umschlagrandes, der gewissermaßen eine Pars ciliaris in der ersten Anlage ist, noch eine bestimmte Andeutung der radiären Fasern zu erkennen.

Mit Bezug auf die Glaskörperfasern, die von der Pars optica der Netzhaut entspringen, ist noch manches nicht so klar, als wünschbar wäre. Unzweifelhaft ist, daß dieselben von langgestreckten Zellen mit längsovalen Kernen entspringen, wie solche in der Netzhaut junger Embryonen in so großer Menge sich finden, daß eigentlich keine andern Elemente da zu sein scheinen. Von diesen Elementen sieht man sich verschmälernde Fortsätze nach innen abgehen, die dann an der innern Oberfläche der Netzhaut die beschriebenen Kegel bilden und in radiäre Fasern auslaufen. Nun ist die Menge der radiären Fasern, die Retinae von 10 und 11 mm langen Säugetierembryonen abgeben, so groß, daß nicht daran zu denken ist, daß die Zellen, die dieselben entsenden, welche unzweifelhaft den Stützzellen, die die Müllerschen Fasern abgeben, entsprechen, nur eine einfache Lage bilden, vielmehr deutet alles darauf hin, daß diese Elemente in jungen Netzhäuten in vielen Lagen hintereinander vorkommen. Auch sieht man alle Schichten der Netzhaut, auch die äußern, von feinen radiären Fasern durchzogen, die nichts andres

sein können als Protoplasmafortsätze von Zellen. Später, wenn die histologische Differenzierung der Netzhaut beginnt und die ursprünglich gleichartigen Elemente derselben zu Nervenzellen verschiedener Art, zu Stäbchen- und Zapfenzellen u. a. m., sich umbilden, wird die Zahl der Stützzellen immer geringer und nehmen dieselben endlich ihre spätere Zahl und Stellung ein, und diejenigen, die übrig bleiben, bilden dann mit ihren Protoplasmafortsätzen die Plättchen, deren Verschmelzung die Limitans interna bildet. Hier kann auch auf eine Abbildung von Dogiel verwiesen werden, der bei Ganoiden die Stützzellen und Fasern in großen dicken Bündeln antraf, die viele Kerne besaßen (Archiv für mikr. Anat., Bd. XXII, S. 460, Fig. 1).

2) Während der retinale Glaskörper immer mehr auf die Gegend des Umschlagsrandes der sekundären Augenblase sich zurückzieht, machen sich die ersten Andeutungen der Pars ciliaris Corporis vitrei immer mehr geltend, bis dieselben endlich nicht zu verkennen sind. Sowie die Ora serrata ganz ausgebildet ist (Fig. 14), ist es dann leicht zu sehen, daß während die Pars optica retinae gegen den Glaskörper durch eine sehr deutliche Limitans interna ohne Spur von Zacken abgegrenzt ist, die Pars ciliaris ganz andre Verhältnisse zeigt. Hier geht die einfache Zellenlage, die — wie ich vor Jahren schon gezeigt habe (Gewebelehre, 5. Aufl., S. 685) — als Fortsetzung der Müllerschen Stützfasern aufzufassen ist, mit allen ihren Elementen in ein Faserwerk über, das nichts als der vorderste Teil des Glaskörpers ist und ganz und gar aus Protoplasmafortsätzen der betreffenden Zellen sich aufbaut, und fehlt, wie Addario mit Recht hervorhob, eine Limitans interna ganz und gar. So deutlich nun auch die Verhältnisse in Fällen, wie die Fig. 14 sie zeigt, sich darstellen, so schwer ist es die Übergangsstufen nachzuweisen. Bei einem Rinde von 4 cm (Fig. 15), in welchem das vordere dünne Ende des distalen Blattes der sekundären Augenblase den Anfang der Pars ciliaris derselben darzustellen scheint, ist noch keine sichere Andeutung des ciliaren Glaskörpers zu entdecken, wogegen in dem Auge eines *Lori* (*Stenops gracilis*) von 3,2 cm die Grenze äußerst deutlich war. Vergleicht man meine Fig. 7 vom Schweine von 16 mm mit den Figg. 10 und 12 vom Rinde von 15 mm, so kommt man zur Überzeugung, daß die Bildung der Glaskörperfasern dieser Gegend beginnt, bevor eine Ora serrata ausgeprägt ist, und daß das Glaskörperbündel, das bereits Retzius vom Frosch so schön dargestellt hat (Biologische Untersuchungen, Neue Folge, VI, 1894, Taf. XXXII, Fig. 10), und das v. Lenhossék das Isthmusbündel heißt, und das derselbe ebenfalls

sehr genau zeichnete, schon von Zellen ausgeht, die später als Zellen der Pars ciliaris auftreten. Am bestimmtesten sah ich diese Verhältnisse bei dem schon vorhin erwähnten Rindsembryo von 4 cm. Hier war scheinbar die Pars ciliaris retinae in voller Anlage begriffen, indem die Netzhaut an vielen Schnitten, namentlich auf der lateralen Seite ein deutlich verdünntes Ende zeigte. Dieser Teil konnte jedoch noch nicht als Pars ciliaris angesprochen werden, denn es zeigte derselbe noch ganz den Bau der Pars optica der Netzhaut und bestand nirgends aus einer einzigen Zellenlage. Und doch ermangelte derselbe einer deutlichen Limitans und zeigte entschieden Radiärfäserchen (Fig. 16), wie sie bei jüngeren Embryonen hier vorkommen (s. Figg. 9 und 12), in welchen beiden Fällen diese Fasern von einer ganz bestimmt als Pars optica zu deutenden Stelle der Netzhaut entspringen. Es geht hieraus hervor, daß bei der Umwandlung der Pars optica in die Pars ciliaris retinae die Bildung von Glaskörperfasern nie erlischt, sondern fortdauert, bis die Pars ciliaris ganz ausgebildet ist und die Faserbildung dann allein übernimmt. Bei einem Schweinsembryo von 8 cm fanden sich dann Verhältnisse, die mit denen von *Stenops* fast ganz übereinstimmten, nur war die Grenze zwischen der Pars optica und coeca retinae noch nicht so scharf ausgeprägt und die Ora serrata nicht ganz ausgebildet (Fig. 20).

Wenn einmal Glaskörperfasern aus der Pars ciliaris retinae sich entwickeln, so geschieht dies, wie ADDARIO mit Recht behauptet, nur in einer Zone von etwa 1,0 mm Breite, an welche dann vorn die Gegend anstößt, die Zonulafasern liefert. Von hier aus würde somit die Hauptmasse des Glaskörpers sich bilden und die Glasfeuchtigkeit ihren Hauptursprung nehmen, bei welchen Vorgängen den Gefäßen des Corpus ciliare die Hauptrolle zugeschrieben werden muß.

Die Fasern des ciliaren Glaskörpers laufen teils meridional mehr oberflächlich gegen den Hintergrund des Auges, teils kleiden dieselben die tellerförmige Grube aus, die die Linse aufnimmt. In beiden Gegenden finden sich oberflächliche Stellen, die nicht als Membranae hyaloideae zu betrachten sind, sondern nur als äußere Begrenzungsschichten, die als Limitantes s. Lamina hyaloidea anterior und posterior bezeichnet werden können. So lange als eine Arteria hyaloidea gut entwickelt ist, findet sich auch, wie RETZIUS mit Recht betont, als Begrenzung derselben und des von ihr eingenommenen Trichters eine dichtere Zone von Glaskörpergewebe, die Limitans hyaloidea media genannt werden kann.

An diese Schilderung des ciliaren Glaskörpers reihe ich nun noch einige Bemerkungen über die Zonulafasern an. Diese Fasern entspringen, wie zuerst SCHÖN (Der Übergangssaum der Netzhaut oder die sogenannte Ora serrata, Archiv für Anatomie und Physiol., Anat. Abt. 1895) und später ADDARIO nachgewiesen haben, ebenfalls von Zellen der Pars ciliaris retinae, doch läßt SCHÖN auch die an die Ora serrata anstoßenden Elemente Zonulafasern bilden, während nach ADDARIOS Erfahrungen diese Zellen anfangs Glaskörperfasern erzeugen und erst in einer gewissen Entfernung von der Ora serrata Zonulafasern bilden. Meine Fig. 14 zeigt von *Stenops* den Ursprung der beiderlei Elemente an derselben Stelle und eine Vermischung der Glaskörper- und Zonulafasern, wie eine solche vielleicht nur bei Embryonen statt hat. Zugleich lehrt dieselbe, daß Zonula und Glaskörper anfänglich aufs innigste zusammenhängen und die spätere Trennung einer nachträglich eintretenden Veränderung ihre Entstehung verdankt, welche Scheidung wohl auch nicht in allen Fällen so scharf durchgeführt ist, wie manche Autoren annehmen, wie namentlich die Beobachtung an Zonulafasern belegt, die in den Glaskörper auslaufen (SALZMANN). Soviel über die Zonula, die nicht den speziellen Gegenstand meiner Untersuchungen bildete, und nur mehr beiläufig erwähnt wird.

Ich möchte nun noch einige Bemerkungen über den Bau des Glaskörpers beifügen. Von dem primitiven retinalen Glaskörper und seinem eigentümlichen Bau, seinen radiären Fasern, den Verbindungen derselben in meridionaler Richtung und dem ungemein feinen Netzgeflecht, das dieselben auszeichnet, war schon die Rede, in welcher Beziehung besonders auf das äußerst zierliche Netz im Isthmus eines Schweinsembryo von 16 mm aufmerksam gemacht wird, das ich nirgends sonst so schön fand (Fig. 12). Doch muß noch einmal betont werden, daß an demselben auch stärkere meridional verlaufende Züge vorkommen, die teils von dem Umschlagsrande der sekundären Augenblase ausgehen, wie das Isthmusbündel v. LENHOSSÉK, teils als Begrenzung des Trichters der Arteria capsularis vorkommen. Von zelligen Elementen, die diesem Glaskörper als eigentümlich zugeschrieben werden könnten, ist mir nichts bekannt.

Ganz anders verhält sich der ciliare Glaskörper nach dem Verschwinden der Blutgefäße des Augeninnern. Hier finde ich, wie H. VIRCHOW und RETZIUS, teils dichtere, mehr faserige Stellen, teils Gegenden, die das feinste Netzwerk darbieten. Eine solche

Gegend stellt die Fig. 6 vom Glaskörper eines *Stenops* von 3,2 cm dar und glaube ich sagen zu dürfen, daß das Innere des reifen Glaskörpers stets annähernd einen solchen Bau besitzt. Fast rein faserige Stellen finden sich dagegen an der ganzen Oberfläche des Corpus vitreum und in der Begrenzung des Trichters.

In diesem gefäßlosen Glaskörper finden sich dann auch zellige Elemente in verschiedener Entwicklung und Menge, über welche viele Beobachtungen vorliegen, mit Bezug auf welche ich auf Virchows Referat (Merkel und Bonnet, Ergebnisse, X, 1900 und Beiträge zur vergleichenden Anatomie des Auges, Berlin 1882) und auf Retzius (l. c.) verweise. Bei älteren Embryonen sind solche Elemente häufig und oft in ziemlicher Zahl (Figg. 6 und 13 von *Stenops*) vorhanden, die ich zum Teil für besondere Elemente, zum Teil für Überreste der Bindesubstanzzellen und Gefäßwandzellen des gefäßhaltigen Mesoderms halte, letzteres in dem Falle, wo dieselben bei Glaskörpern mit Vasa hyaloidea propria sich finden (Rind, Schwein, Mensch). Bei den Geschöpfen dagegen, bei denen nur eine Art. capsularis und ein Rete vasculosum lentis vorhanden ist, wie bei *Stenops* und *Macroglossus minimus*, müssen dagegen diese Elemente eine andre Bedeutung haben und scheinen dieselben hier in der Tat lymphoide Zellen zu sein.

Von den Glaskörperfasern ist noch zu erwähnen, daß dieselben, vor allem in den netzförmigen Geflechten oft eine feine Körnelung zeigen, die ich wie Retzius für den Fäserchen angehörend halte, ohne behaupten zu wollen, daß dieselbe typisch oder bedeutungsvoll sei, um so mehr als Faserniederschläge in den Flüssigkeiten der Hirnhöhlen auch oft gekörnt aussehen.

B. Mesodermaler Teil des Corpus vitreum.

Ich halte es für ganz sicher, daß bei allen Geschöpfen, die Glaskörpergefäße besitzen, ein größerer oder geringerer Teil des Glaskörpers von Embryonen vom Mesoderm abstammt; doch ist nicht daran zu denken, daß, wie Cirincione annimmt, der gesamte Glaskörper vom Mesoderm gebildet werde.

Der wesentlichste Teil des mesodermalen Abschnittes des Corpus vitreum wuchert mit der Arteria hyaloidea in das Auge ein und betrachte ich das ganze Gefäßbündel, das an diesem Stamme sich entwickelt, als mesodermales Gewebe, ganz unabhängig davon, ob neben den Gefäßen auch selbständige Bindesubstanzzellen vorhanden sind oder nicht. Solche Elemente in Gestalt spindel- und sternförmiger

Zellen finden sich nun in der Tat oft in großer Zahl neben und um die Gefäße herum, wie schon eine Reihe von neueren Autoren, vor allem Cirincione und Van Pée dies beschrieben, und wie ich für den Menschen (Figg. 16, 17), das Rind (Figg. 10, 12, 15), das Schwein (Figg. 7, 8, 9, 16), das Schaf, Kaninchen und Meerschweinchen bestätigen kann. Neben diesen Bindesubstanzzellen, die durch Ausläufer untereinander und nicht selten auch mit den die Gefäße umgebenden Zellen der Gefäßscheiden anastomosieren, findet sich im Gefäßbaum der Arteria hyaloidea auch eine faserige Zwischensubstanz, die offenbar die Bedeutung einer Grundsubstanz besitzt.

Je nachdem die Gefäße des Glaskörpers eine größere oder geringere Entwicklung darbieten, ist ihr Anteil an der Bildung des Glaskörpers ein verschiedener. Wo nur eine Arteria capsularis sich findet, die wenig verästelt zur hinteren Wand der Linse verläuft, findet sich eine ziemlich scharfe Trennung zwischen dem mesodermalen Teile des Glaskörpers und dem ektodermalen, von der Retina stammenden Abschnitte, wie eine solche in den schönen Figuren von Retzius (l. c. Taf. XXIX, Fig. 1 vom Menschen, Taf. XXXII, Fig. 1 vom Kaninchen) dargestellt ist. Verbreiten sich dagegen Äste der Arteria capsularis über den größten Teil des Binnenraums des Auges, finden sich mit andern Worten echte Vasa hyaloidea, so vermengt sich der mesodermale Abschnitt des Glaskörpers mit dem retinalen und entsteht so ein Mischgewebe, das neben Blutgefäßen, Hüllen derselben, selbständigen Bindesubstanzzellen und Fasergewebe der Bindesubstanz wesentlich echte Glaskörperfasern führt (Fig. 15). In einem solchen Gewebe finden sich denn auch später sowohl sternförmige Zellen (Retzius, H. Virchow) mehr oder weniger zahlreich und auch runde Zellen mit schönen Kernen, deren Deutung eine schwierige ist, indem deren lymphoide Natur nicht über jeden Zweifel sichergestellt ist. Da solche Zellen übrigens, wie wir schon betonten, auch in Glaskörpern vorkommen, die gar keine echten Vasa hyaloidea führen, wie z. B. bei *Stenops* (Fig. 6) und bei *Macroglossus minimus*, so ist es sicher, daß wenigstens viele derselben nicht von der eingedrungenen Bindesubstanz abstammen.

Ich erwähne hier noch eigentümliche Gefäßverhältnisse, die ich bei einem Schweinsembryo von 8 cm fand. Während bei jüngeren Embryonen von 2 cm die Vasa hyaloidea propria sich über den ganzen Glaskörper ausbreiteten, fand sich bei dem 8 cm langen Embryo das Eigentümliche, daß diese Gefäße vor allem die oberflächliche Zone des Glaskörpers einnahmen. Dieses Verhalten wurde dadurch

noch auffallender, daß dicht unter der Limitans interna der Retina ein besonderes Gefäßsystem in erster Entwicklung sich vorfand, und zwar dasjenige der Retinalgefäße. Sehr leicht ließ sich an Schnitten von Augen mit der Eintrittsstelle des Opticus nachweisen, daß die Retinalgefäße vom ganzen Umkreise des Opticus ausgehen, während die Vasa hyaloidea propria mehr aus dem Innern des Opticus stammten. An meinem Objekte waren die Retinalgefäße noch ohne Lumen und blutleer, in erster Entwicklung als Zellenstränge zu sehen. Auch ließ sich leicht nachweisen, daß dieselben nur etwa bis zum Äquator des Auges angelegt waren, während alle Vasa hyaloidea propria Lumina und Blutzellen enthielten. An meinen Präparaten stellten sich übrigens die Retinalgefäße in sonderbarer Weise dar, indem dieselben infolge des Schrumpfens des Glaskörpers mit der Limitans interna von der Retina sich gelöst hatten und so an der Oberfläche des Glaskörpers, wie in besonderen Ausbuchtungen der Limitans ihre Lage hatten, während oft nahe an denselben an der Außenseite der Limitans die weiteren Vasa hyaloidea gelegen waren. So entstanden sonderbare, oft nicht leicht zu erklärende Bilder, die, wie ich bemerken kann, von O. Schultze, dem ich dieselben zeigte, ebenso gedeutet wurden, wie von mir (s. Fig. 20). Hier kann wohl auch die Frage aufgeworfen werden, ob nicht die Bedeutung der oberflächlichen Vasa hyaloidea darin zu suchen ist, daß dieselben die Bildung der Netzhautgefäße durch reichliche Blutzufuhr unterstützen.

Außer den mit den Vasa hyaloidea in den Glaskörper eindringenden Teilen des Mesoderms kann zweitens in Frage kommen, ob nicht auch bei der Abschnürung der Linse eine Mesodermlage zwischen Linse und Retina sich einschiebt.

Daß bei den Säugetieren vor der Linsenbildung eine dünne Mesodermschicht an der angegebenen Stelle sich findet, ist unzweifelhaft (Fig. 1, 2) und kommt nur in Frage, ob dieselbe an der proximalen Seite der Linse sich erhält, während diese sich voll entwickelt. Ich war früher mit Arnold[1], Lieberkühn u. a. dieser Annahme zugetan, bin aber neuerdings zweifelhaft geworden, indem ich an Serienschnitten primitiver Augenblasen auf Gegenden stieß, die an der fraglichen Stelle keine Zellen enthielten. Immerhin beweisen solche Fälle nicht, daß nicht vielleicht ein zartes mesodermales Häutchen die Lücke erfüllte, wie dies neulich Van Pée behauptete, der eine »Mittelplatte« in allen Fällen hinter der Linse annimmt und dieselbe als Grenzschicht zwischen den von der Retina gebildeten Glaskörperfasern und

den kurzen unentwickelten von der Linse ausgehenden Zacken betrachtet, da wo v. LENHOSSÉK seine erste meridionale Lamelle statuiert.

Ist hier ein Eindringen von Mesoderm in das Innere des Auges noch nicht außer jeden Zweifel gestellt, so ist dagegen der Zusammenhang des im Glaskörper befindlichen gefäßhaltigen Mesoderms mit demjenigen, welches bei jungen Embryonen im Isthmus des Bulbus, d. h. zwischen dem Rande der sekundären Augenblase und der Linse, sich befindet, leicht nachzuweisen (Fig. 9, 12) und findet sich somit auch hier eine Stelle, an welcher Mesoderm in das Innere des Auges einzudringen im stande ist.

Als Hauptergebnis betrachte ich dem Erwähnten zufolge, daß bei den Geschöpfen, die Glaskörpergefäße besitzen, zur Zeit, wo diese Gefäße in Funktion sind, mithin bei Embryonen, das Mesoderm an der Bildung des Glaskörpers sich beteiligt. Eine andre Frage ist jedoch die, ob die Mesodermzellen, die leicht nachweisbar in dieser Zeit in Menge vorhanden sind, auch später sich erhalten und einen gewissen Anteil an der Bildung des Glaskörpers haben. In dieser Beziehung kann man nach allem, was in dieser Beziehung vorliegt, meiner Meinung nach nur mit nein antworten; denn es sind die Fälle, in denen im Corpus vitreum der Erwachsenen sternförmige, Bindesubstanzzellen ähnliche Gebilde gefunden wurden (RETZIUS, H. VIRCHOW), doch nur Ausnahmen und andre Zellen, die bei älteren Embryonen gefunden werden, lassen sich entweder als Reste von Elementen der Blutgefäße oder als lymphoide Zellen deuten. Ich möchte demnach die Behauptung aufstellen, daß der ausgebildete Glaskörper erwachsener Geschöpfe keine mit Sicherheit nachgewiesenen mesodermalen Teile enthält und hauptsächlich als ektodermale, m. a. W. retinale Bildung anzusehen ist.

Frägt man, wie die neuesten Autoren zur Frage einer mesodermalen Abstammung des Glaskörpers sich stellen, so ergibt sich folgendes: Zu denen, die dem Mesoderm keinen Anteil an der Bildung des Glaskörpers zuschreiben, gehört TORNATOLA (l. c. S. 40), ferner ADDARIO (l. c. S. 27) und C. RABL (l. c. S. 579), der auch jetzt, wie schon früher gegen die Annahme einer Beteiligung des Mesoderms an der Bildung des Glaskörpers sich ausspricht. Auf der entgegengesetzten Seite stehen VAN PÉE, der dem Mesoderm einen größeren Anteil zumißt, als der Retina, und CIRINCIONE, der in allen seinen schönen Arbeiten von einer Beteiligung des Ektoderms nichts wissen will und die Glaskörperbildung einzig und allein vom mittleren Keimblatt

ableitet. Da jedoch diese beiden Autoren nur vom embryonalen Glaskörper handeln und die späteren Verhältnisse gar nicht in Betracht gezogen haben, so glaube ich, daß ihr Votum in dieser Frage nicht ausschlaggebend ist.

C. Lentikulärer Ursprung des Glaskörpers.

Zum Schlusse ist noch die Hypothese von v. Lenhossék zu besprechen. Meiner Meinung nach ist dieselbe aus dem Grunde ganz verfehlt, weil sie den von der Retina entspringenden Fasern, die Van Pée bestimmter als Tornatola nachgewiesen hat, und für die ich ebenfalls einstehen kann, ebenso wie C. Rabl, der neulich beim Anatomenkongresse in Heidelberg gleichzeitig mit Van Pée und mir seine übereinstimmenden Präparate vorgelegt hat, keine Rechnung trägt. Diese retinalen Glaskörperfasern bilden schon von Anfang an die überwiegende Masse des primitiven Glaskörpers und stellen bald denselben allein dar, da, wie Van Pée gezeigt hat, die Linsenfortsätze, die v. Lenhossék als Ausgangspunkt des ganzen Gerüstes ansieht, stets ganz klein sind und sehr bald spurlos vergehen. Was nun diese Ausläufer der Linsenfasern anlangt, so bezweifle ich ihr Vorkommen bei einigen Säugetieren nicht, vermisse sie dagegen als nennenswerte Bildungen beim Schweine und Rinde und halte sie für alle Fälle als zufällige, und nicht wichtige Bildungen, ebenso wie die von Van Pée an der basalen Seite der Oberhautzellen vor der Linse wahrgenommenen Fortsätze. Es ist recht bedauerlich, daß v. Lenhossék, dessen Arbeit so fleißig und sorgfältig ausgeführt ist und manche gute Beobachtung enthält, durch das Übersehen der retinalen Glasköperfasern auf einen solchen falschen Weg kam, aus dem seine Hypothese von dem kernlosen Fasersyncytium, das selbständig wächst, auch keine Rettung bot.

Zusammenfassung meiner Ergebnisse und Anschauungen über den Glaskörper.

A. Glaskörper.

Der Glaskörper ist wesentlich eine ektodermale Bildung, enthält jedoch während seiner Entwicklung auch mesodermale Bestandteile und zerfällt in zwei Abschnitte:

I. Ektodermaler oder retinaler Glaskörper.

Dieser Glaskörper stammt einzig und allein von der Retina und zerfällt in zwei Abschnitte:

1) den retinalen Glaskörper im engeren Sinne oder den primitiven Glaskörper.

a) Derselbe entsteht von der gesamten äußern Oberfläche der äußern Lamelle der primitiven Augenblase und dem distalen Blatte der sekundären Blase, füllt den ganzen Raum zwischen Retina (Pars optica) und Linse und besteht aus Protoplasmafortsätzen vieler Zellen der embryonalen Netzhaut, die mit zarten Ausläufern ein dichtes Netz bilden.

b) Nach und nach schwinden diese Zellenausläufer im Grunde des Auges, erhalten sich dagegen lange an der Umbiegungsstelle der sekundären Blase. Wo dieselben geschwunden sind, entwickelt sich durch Verschmelzung der verbreiterten Enden der Bildungszellen der Glaskörperfasern die Limitans interna und tritt zugleich nach und nach die histologische Differenzierung der Netzhaut auf.

2) Den ciliaren oder bleibenden Glaskörper.

a) Mit der Entstehung der Pars coeca s. ciliaris retinae entwickeln sich von den Zellen derselben Glaskörperfasern, die teils in meridionalem Verlaufe der Pars optica der Retina folgen und mit den retinalen Glaskörperfasern sich vermengen, teils die tellerförmige Grube auskleiden. Die Entstehung dieser Fasern beginnt dicht an der Ora serrata und endet da, wo die Zonulafasern beginnen, etwa 1,0 mm vor der Ora.

b) Je älter das Auge wird, um so mehr nehmen diese ciliaren Glaskörperfasern an Menge zu und bilden schließlich den reifen Glaskörper, bei welchem Wachstum, sowie auch bei der Bildung der Glasfeuchtigkeit die Gefäße des Corpus ciliare die Hauptrolle spielen.

c) Alle retinalen und ciliaren Glaskörperfasern sind als Protoplasmaausläufer der Stützzellen oder Müllerschen Zellen der Retina zu betrachten und lassen sich am besten vergleichen mit den Neuroglianetzen der oberflächlichen Seite des zentralen Nervensystems.

d) Eine Membrana hyaloidea findet sich nicht, wohl aber zeigt der ciliare Glaskörper an gewissen Stellen dichtere Lagen, so längs der Pars optica retinae die Lamina posterior, in der tellerförmigen Grube die Lamina anterior

und als Auskleidung des Gefäßtrichters der Art. capsularis die Lamina medialis.

II. Mesodermaler Glaskörper.

a) Ein solcher findet sich bei allen Geschöpfen, bei denen im Embryo Gefäße in das Auge eindringen und wird von dem Gefäßbaume der Arteria hyaloidea und den ihn begleitenden sternförmigen Bindesubstanzzellen gebildet.

b) Ist nur eine Arteria capsularis da, so ist eine gute Abgrenzung zwischen dem mesodermalen Glaskörper und dem retinalen vorhanden. Finden sich dagegen Vasa hyaloidea propria, so erscheint der Glaskörper in seiner Totalität gemischt aus mesodermalen und retinalen Bestandteilen.

c) Ob auch bei der Linsenbildung Mesoderm in das Auge eintritt, ist noch nicht ganz ausgemacht, ganz sicher dagegen, daß im Isthmus der Augenkapsel zwischen dem Rande der sekundären Blase und der Linse das äußere Mesoderm mit dem innern verbunden ist.

d) Da die Glaskörper- und Linsengefäße später schwinden, so kann beim ausgebildeten Auge nicht mehr von einem mesodermalen Glaskörper gesprochen werden und ist der reife Glaskörper als wesentlich ektodermale, d. h. retinale Bildung anzusehen.

III. Ein lentikulärer Glaskörper (v. Lenhossék) existiert nicht.

B. Zonula.

a) Die Zonulafasern entwickeln sich genau so, wie die Fasern des ciliaren Glaskörpers als Protoplasmafortsätze von Zellen der Pars ciliaris retinae.

b) Zwischen den Zonulafasern und den ziliaren Glaskörperfasern findet sich keine scharfe Abgrenzung und vermischen sich dieselben an der Übergangsstelle, ja es laufen selbst Zonulafasern in den Glaskörper hinein.

c) Somit gehören Zonula und Glaskörper als gleichwertige Bildungen zusammen, wenn auch die beiderlei Fasern in chemischer Beziehung Verschiedenheiten zeigen.

Würzburg, im Juli 1903.

Erklärung der Abbildungen auf den Tafeln I—IV.

Folgende Bezeichnungen gelten für alle Figuren:

Ah, Arteria hyaloidea;
AM, äußeres Mesoderm;
AL, äußere Lamelle der primitiven Augenblase;
Cp, Capsula perilenticularis;
CGld, Abschnitt des ciliaren Glaskörpers zur tellerförmigen Grube;
CGlp. hinterer Abschnitt des ciliaren Glaskörpers;
CGlv, vorderer Abschnitt des ciliaren Glaskörpers;
Cc, Corpus ciliare;
E, Epidermis;
Glf, Glaskörperfasern;
Gll, Glandula lacrymalis;
gMGl, gemischter mesodermaler Glaskörper;
I, Iris;
Ib, Isthmusbündel (v. LENHOSSÉK);
L, Linse;
LA, Linsenanlage;
Lf, Linsenfasern;
Li, Limitans interna;
Lk, Linsenkapsel;
M, Mesoderm;
MF, MÜLLERsche Fasern;
MGl, mesodermaler Glaskörper;
Mp, Pupillarhaut;
O, Opticus;
Os, Ora serrata;
P, Pigmentlage der sekundären Augenblase;
PA, primitive Augenblase;
Pc, Pars ciliaris retinae;
Pe, Plica semilunaris;
R, Retina;
rGl, retinaler Glaskörper;
UR, Umschlagsrand der sekundären Augenblase;
Vhp, Vasa hyaloidea propria;
vr, Vasa retinae;
Z, Zonulafasern.

Die große Mehrzahl der abgebildeten Objekte stammt von frisch mit Zenker behandelten Embryonen, die mit Karmin durchgefärbt und in Paraffin eingebettet wurden. Die einzelnen Schnitte kamen dann in Hämatoxylin und Eosin zur Nachfärbung.

Die Embryonen von *Stenops gracilis* (Lori) und *Macroglossus minimus*, die ich der Güte der Herren DDr SARASIN verdanke, waren in MÜLLERscher Flüssigkeit gehärtet und wurden in derselben Weise gefärbt, wie die andern Embryonen.

Der menschliche Embryo wurde mit KLEINENBERGS Pikrinschwefelsäure gehärtet und nachher wie die andern gefärbt.

Alle Schnitte maßen 10 μ.

Meinem lieben früheren Kustos PETER HOFMANN bin ich auch in diesem Falle, wie so oft schon, für die sorgfältige Behandlung der Objekte und Schnitte zu großem Danke verpflichtet.

Ebenso habe ich auch wiederum das große Talent des Künstlers Herrn W. FREYTAG anzuerkennen, dessen sachkundige Hilfe mir ungemein wertvoll war.

Fig. 1. Primitive Augenblase eines Schafembryo von 6 mm. Vergr. 170/1.

Fig. 2. Ein Teil der lateralen Wand der Augenblase von Fig. 1. Vergr. 650/1.

Die äußere Lamelle der Augenblase (*AL*) zeigt an ihrer distalen Seite eine bedeutende Anzahl kleiner, von breiter Basis entspringender Zacken (*Glf*), die die ersten Anlagen der retinalen Glaskörperfasern sind. An der proximalen Seite dieser Wand finden sich zwei Kerne in mitotischer Teilung. Die Anlage der Linse (*LA*) ist noch sehr dünn, zeigt auch oberflächlich zwei Mitosen. Zwischen ihr und der Augenblase findet sich eine Mesodermlage (*M*), deren Zellen zum Teil durch Zacken mit der tiefen Lage der Epidermiszellen der Linsenanlage sich verbinden, ein Verhalten, das v. Lenhossék veranlaßt hat, von Glaskörperfasern der Linsenanlage zu reden (l. c. Fig. 1 und 2).

Größenverhältnisse in mm: Höhe der Augenblase 0,353 mm, Höhe der Höhle derselben 0,21 mm, Dicke der lateralen Wand 0,064 mm, Dicke der Linsenanlage 0,019 mm.

Fig. 3. Ein Teil der Augenanlage eines Schafembryo von 10 mm Länge. Vergr. 450.

Die Retina (*R*) zeigt an ihrer distalen Seite eine dünne Lage des retinanalen Glaskörpers (*rGl*) gebildet, welcher wesentlich aus vielen, mit kegelförmigen Basen entspringenden Fäserchen besteht, die von den Zellen der Retina herkommen, die alle gleichartig sind und keine Unterschiede erkennen lassen. Die Glaskörperfäserchen stehen mehr oder weniger schief gegen den Isthmus gerichtet n eine Substanz eingelagert, an der ein bestimmter Bau nicht zu erkennen war. Die Elemente der Linse *L* zeigen keine Fortsätze, außer da, wo das äußere Mesoderm an sie grenzt, in welcher Gegend zarte Fortsätze Mesodermzellen und Linse miteinander verbinden. Ähnliche Fortsätze finden sich auch an der Linsenseite des Ektoderms (*E*). Am Umschlagsrande *UR* der sekundären Augenblase findet sich eine zarte Limitans.

Retina dick 0.091 mm, Linsenwand dick 0,057 mm, Oberhaut dick 0,022 mm, Glaskörper dick 0,011 mm.

Fig. 4. Horizontalschnitt durch das Auge eines Schweinsembryo von 10 mm. Vergr. 170.

Linse hohl, mit etwas dickerer hinterer Wand. Sekundäre Augenblase gut entwickelt. Zwischen Retina und Linse eine in erster Entwicklung begriffene Glaskörperanlage (*rGl*), die besonders im Grunde des Auges, wo dieselbe am dicksten ist, viele kegelförmige aus der Netzhaut sich erhebende Fäserchen zeigt. An der Linse keine Kegel. Zwischen derselben und dem Glaskörper, wie ein freier Raum, in dem ganz hinten drei Zellen ihre Lage haben, während eine vierte im Glaskörper gelegen ist. Gegen besagten Raum ziehen auch vom Isthmus jederseits Zellen herunter und darf derselbe vielleicht als von einer dünnen, im ganzen zellenlosen Mesodermlage ausgekleidet gedacht werden (Mittelplatte, Van Pée?). An der distalen Wand der Linse liegt in der Mitte, welche das Ektoderm berührt, kein Mesoderm, wohl aber seitlich (Anlage der Cornea und Iris) mit einem Gefäß jederseits. Die Retina besteht noch aus ganz gleichartigen Zellen und zeigt eine innere kernlose Lage.

Dicke der Retina 0,133 mm, Dicke des Glaskörpers 0,030—0,038 mm, Linse, Diameter antero-posterior 0,266 mm, Linse, Diameter transversus 0,216 mm, Linse, Dicke der hinteren Wand 0,068 mm, Linse, Dicke der vorderen Wand 0,030 mm, Epidermis, Dicke 7,6—11,4 μ.

Fig. 5. Ein Teil der Glaskörperanlage aus dem Auge eines Schweinsembryo von 11 mm. Vergr. 650.

Dieses Auge war ebenso beschaffen wie dasjenige der Fig. 4. Die Linse *L* zeigte keine Fortsätze der Zellen ihrer proximalen Wand, wohl aber waren

die retinalen Glaskörperfasern sehr schön, zum Teil gerade, zum Teil leicht gebogen, mit Andeutungen eines feinen, dieselben umgebenden Faserwerkes und bis zu einer problematischen Mesodermlamelle reichend, wie in Fig. 4, nur daß dieselbe keine Zellen enthielt. In der Netzhaut erkennt man viele sich zuspitzende Protoplasmaausläufer der ganz gleichartigen Zellen.

Glaskörper dick 0,030 mm, Linsenwand dick 0,053—0,057 mm, Zwischenraum zwischen Glaskörper und Linse 0,0076 mm.

Fig. 6. Ein Teil des innern Glaskörpergewebes eines Embryo von *Stenops gracilis* (Lori) von 3,2 cm Länge. Vergr. 450.

Die Glaskörperfäserchen bilden ein unzweifelhaftes Netz mit zum Teil sehr engen, stellenweise weiteren Maschen und enthalten drei rundliche kernhaltige Zellen (0,019—0,022 mm), von denen zwei Vakuolen besitzen.

Fig. 7. Auge eines Schweinsembryo von 16 mm. Vergr. 75.

Der horizontale Schnitt zeigt die Eintrittsstelle des Sehnerven und der Arteria hyaloidea mit dem ihre Ausbreitung umgebenden trichterförmigen Raum. Die Linse ist ganz gebildet mit guter Anlage der Linsenfasern. Glaskörperanlage nur in den Seitenteilen des Augenhintergrundes vorhanden. Hohlraum der sekundären Augenblase verschwunden und Pigmentanlage der Netzhaut dicht anliegend. Cornea gut angelegt, Irisanlage, Pupillarhaut von der Linse und Cornea zufällig abgehoben.

Fig. 8. Hintergrund desselben Auges. 340mal vergr.

Fig. 9. Vorderer Teil desselben Auges. 340mal vergr.

Die Fig. 8 zeigt einen gut entwickelten mesodermalen Glaskörper (*MGl*) mit vielen spindelförmigen Zellen und Gefäßen, die bis an die Linse heranreichen und dort die gefäßreiche Linsenkapsel bilden. Das diese Teile durchziehende Fasergewebe scheint wesentlich aus Zellenausläufern zu bestehen. Nach der Retina zu wird dieses mesodermale Gewebe begrenzt von meridionalen zellenlosen Faserzügen, die dem Glaskörper angehören, der jedoch hier nicht mehr mit der Retina zusammenhängt und keine radiären Fasern zeigt. Im Zusammenhang damit besitzt die Retina hier eine zarte Limitans interna und entbehrt des zackigen Randes jüngerer Stadien (Figg. 4 und 5). Die innerste zellenlose Lage der Netzhaut zeigt Opticusfasern, und auswärts davon zahllose Müllersche Fasern. Nach dem Isthmus zu ändert sich das Bild wesentlich. Die Retina besitzt hier eine zackige Oberfläche und entsendet radiäre Fasern, die jedoch nicht weit in den gut entwickelten retinalen Glaskörper eindringen und bald meridionalen Zügen Platz machen. Diese nehmen ihren Ursprung vom Umschlagsrande der sekundären Augenblase und bilden hier das von Retzius und v. Lenhossék zuerst gesehene Bündel (*IB*), das letzterer Isthmusbündel nennt. Dieses Bündel wird meiner Meinung nach von den äußersten Radialfasern gebildet, die sich hier in einem engen Raum zusammendrängen. Dieses Isthmusbündel bekleidet nun mehr oder weniger scharf den retinalen Glaskörper gegen den Grund des Auges zu und läuft da in die schon erwähnten meridionalen Fasern aus. Vor diesem Isthmusbündel besitzt die Umschlagsstelle eine zarte Begrenzungslinie (Elastica), die auf die Außenfläche der Pigmentschicht sich fortsetzt. Am Isthmus hängt auch das äußere Mesoderm (*AM*), welches als der Pupillarhaut und Irisanlage angehörend betrachtet werden kann, mit dem innern Mesoderm oder dem mesodermalen Glaskörper (*MGl*) zusammen. — An der Linse beachte man die Zusammensetzung des Epithels der Linsenkapsel aus mehreren Zellenlagen oder wenigstens Kernreihen, wie ein solches bei jungen Embryonen (Figg. 4 und 5) an der gesamten Wandung der noch hohlen Linse sich findet.

Größenverhältnisse der Figg. 7, 8, 9.

Retina am Isthmus dick 0,076 mm, Retina dickster Teil 0,140 mm, Corpus vitreum rechts dick 0,076 mm, Corpus vitreum links dick 0,057—0,060 mm, Linsenepithel im Äquator der Linse 0,034 mm, Linsenepithel vorn in der Mitte 0,009 mm, Linsendurchmesser in der Achse 0,432 mm, Linsendurchmesser im Äquator 0,480 mm, Dicke der Pigmentlage der sekundären Augenblase 0,019 mm, Breite des Isthmus rechts 0,019 mm, Breite des Isthmus links 0,034 mm.

Fig. 10. Horizontaler Schnitt des linken Auges eines Rindsembryo von 15 mm. 85mal vergr.

Fig. 11. Schnitt durch den lateralen Teil des primitiven Glaskörpers desselben Embryo. 560mal vergr. *M*, sternförmige Mesodermzelle.

Fig. 12. Schnitt durch den Isthmus des Auges desselben Embryo. 560mal vergr.

Diese drei zusammengehörenden Figuren stellen ein etwas früheres Stadium vom Rinde als die Figg. 7, 8 und 9 vom Schweine dar und sind daher recht lehrreich. Die Höhle der sekundären Augenblase ist noch nicht ganz verschwunden, das Pigment im proximalen Blatte derselben weniger entwickelt. Die Eintrittsstelle der Arteria capsularis und des Stieles der sekundären Augenblase liegt stark exzentrisch. Die Linsenanlage ist noch hohl, doch ist die eigentliche Linse in voller Bildung begriffen und springt stark vor; ihre epitheliale Wand besitzt noch mehr Kernreihen als beim Schwein und die Kapsel ist deutlich. Was den Glaskörper anlangt, so ist der mesodermale Glaskörper weniger entwickelt als beim Schwein, und auch die gefäßhaltige Linsenkapsel weniger ausgebildet. Der retinale Glaskörper ist dagegen besonders gut ausgeprägt und zeigt die Fig. 10 seine Mächtigkeit besonders an der lateralen Seite des Auges und die Fig. 11 die schöne Entwicklung seiner Radialfasern mit zahlreichen meridionalen Verbindungen und feinen Netzen; auch ist hier der Übergang von Protoplasmafortsätzen der ganz gleichartigen Zellen der Netzhaut in die Radiärfasern an manchen Stellen zu sehen, wobei es oft den Anschein hat, als ob dieselben die Achse derselben bildeten und die innerste Begrenzung der Netzhaut einen Überzug, wie Van Pée dies annimmt. Von Opticusfasern zeigt die Netzhaut des Rindsembryo noch nichts.

Ein sehr eigentümliches Bild gewährt die Fig. 12. Hier finden sich einmal sehr schöne Radiärfasern am ganzen Umschlagsrande der sekundären Augenblase (*UR*), die nahezu bis zu der in ihrem vordersten Teile nicht gefärbten proximalen Lamelle gehen. Ferner ist besonders auffallend das dichte feine Netz, in welches diese retinalen Radiärfasern auslaufen, welches retinale Glaskörpergewebe mit dem äußeren Mesoderm zusammenfließt, welches den Isthmus auf der Seite der Linse erfüllt, in welchem zahlreiche anastomosierende Bindesubstanzzellen und fertige und in der Entwicklung begriffene Gefäße sich finden, die zum Teil in das Glaskörpergewebe hineinragen. Dieses Mesodermgewebe geht, wie Fig. 10 lehrt, in das hier einschichtige Hornhautgewebe über und zeigt noch kaum eine Andeutung der Pupillarhaut und der Iris, wie solche beim Schweinsembryo von 16 mm vorkommen.

Vergleicht man die Fig. 12 mit der Fig. 9, so gelangt man zur Annahme, daß die Glaskörperverhältnisse der Fig. 12 später in die der Fig. 9 sich umbilden, mit andern Worten, daß das Isthmusbündel und die angrenzenden Glaskörperteile des Schweines von 16 mm aus Verhältnissen sich entwickelten, wie sie das Rind von 15 mm darbietet, und daß somit die Isthmusbündel älterer Embryonen alle eine ähnliche Entwicklung durchmachen.

Figg. 10, 11 und 12.

Retina dickster Teil 0,126 mm, Glaskörper links 0,102 mm, Glaskörper rechts 0,053 – 0,060 mm, Pigmentlage 0,026 — 30 mm, Linsenanlage, Achse, 0,247 mm, Linsenepithel 0,038—0,057 mm.

Fig. 13. Horizontalschnitt des Auges eines 3,2 cm langen Embryo des Lori (*Stenops gracilis*), den ich der Güte der Herren Sarasin verdanke. Vergr. 12/1.

Fig. 14. Die Gegend der Ora serrata und der Pars ciliaris eines solchen Auges. 240mal vergr.

Die Fig. 13 zeigt die Eintrittstelle des Nervus opticus und eine durch Schrumpfung des Glaskörpers und Faltung der Netzhaut ungemein große Lücke zwischen beiden Blättern der sekundären Augenblase. Der Glaskörper ist samt der Limitans interna am größten Teile des Auges von der Netzhaut abgehoben und sitzt an der medialen Seite des Auges nur in der Gegend der Ora serrata fest. Das Corpus ciliare (*Cc*) und die Iris sind angelegt, Pupillarhaut und Cornea liegen der Linse dicht an, eine vordere Augenkammer ist nicht sichtbar. Augenlider in der Gegend der Plica semilunaris (*Ps*) verwachsen. Im Glaskörper erkennt man hinten den Querschnitt der Arteria capsularis, und vorn dicht an der Linse zwei Äste derselben, während die Getäße der Linsenkapsel oder die Capsula perilenticularis in Fig. 14 bei *Cp* sehr schön zu sehen sind.

Die Fig. 14 gibt die feineren Einzelheiten aus der Gegend der Ora serrata (*Os*). Unmittelbar vor derselben erscheinen die Zellen der Pars ciliaris zum Teil in einfacher, zum Teil infolge des Schrägschnittes scheinbar in mehrfacher Lage, alle mit Protoplasmafortsätzen, die zum Teil in Glaskörperfasern, zum Teil in Fasern der Zonula sich fortsetzen. Die Zonulafasern. die die Figur zeigt, gehen rückwärts bis zu dem Teile der Linse, an dem die Entwicklung der Linsenfasern beginnt und sind auch die vordersten schief nach hinten geneigt. Die ciliaren Glaskörperfasern entspringen die einen dicht an der Ora serrata und verlaufen längs des optischen Teils der Retina rückwärts (*CGlp*), und zu diesen gesellen sich dann noch vordere Glaskörperfasern (*CGla*), die allem Anschein nach untermengt mit Zonulafasern weiter vorn entspringen und wesentlich in die Fasern übergehen, die die tellerförmige Grube auskleiden (*CGll*). Die dichteren Stellen der ciliaren Glaskörperfasern, die Limitantes posterior und anterior sind in diesem Fötus noch nicht gut ausgebildet. Noch bemerke ich, daß auf die Zellen der Pars ciliaris, die Protoplasmafortsätze entsenden, in meinem Präparate eine Stelle folgt, wo diese Zellen einfach zylindrisch sind und keine Fortsätze haben, die vielleicht schon den hintersten Teil der Irisanlage bezeichnet. In der Gegend der Pars ciliaris fanden sich unter den vordersten Glaskörper- und Zonulafasern die runden, schon früher beschriebenen Zellen (Fig. 6), deren Vorkommen bei *Stenops* doch beweisen dürfte, daß dieselben nicht mit zugrunde gegangenen Gefäßen zusammenhängen, da *Stenops* keine Vasa hyaloidea propria besitzt, und die Gefäße der Linsenkapsel in diesem Stadium noch vollkommen gut entwickelt sind.

Die Pars optica retinae hat eine gut entwickelte Limitans interna, die gerade bis zur Ora serrata geht und dann aufhört.

Figg. 13 und 14.

Dicke der Retina an der Ora serrata 0,152 mm, Dicke der Retina am Übergang in die Pars ciliaris 0,057 mm, Länge der Pars ciliaris 0,54 mm, Epithel der Linse 0,034—0,038 mm.

Fig. 15. Horizontalschnitt des Auges eines Rindsembryo von 4 cm. 30mal vergr.

Dieses Auge zeigt in dem Trichter hinter der Linse einen mesodermalen Glaskörper mit der Ausbreitung der Arteria capsularis und den übrigen größeren Teil des Glaskörpers als aus einer Vermischung mesodermaler und retinaler Bestandteile zusammengesetzt. Die Cornea ist sehr dick und ohne sichtbare vordere Augenkammer der Membrana pupillaris und der Linse anliegend. Die Lücke zwischen Linse und ihrem Epithel und diejenige der sekundären Augenblase sind durch Schrumpfung entstanden. Augenlider in der Anlage begriffen, ebenso wie die Tränendrüse (*Gll*) und das dritte Augenlid (*Ps*). Pars ciliaris in der ersten Ausbildung begriffen, ohne deutliche Ora serrata. In der Retina die Opticuslage deutlich. Hintere Seite der Linse mit den Gefäßen der Capsula perilenticularis besetzt. Vorn an der Seite des Umschlagsrandes der sekundären Augenblase die Anlage der Iris mit je einer weiten Vene.

Fig. 16. Der Umschlagsrand der sekundären Augenblase der vorigen Figur. Vergr. 300.

Diese Figur stellt die Glaskörperfasern dar, die bei stärkerer Vergrößerung von dem vordersten Teile des distalen Blattes der sekundären Augenblase ausgehen, in der Gegend, die durch ihre Verdünnung schon als Anlage der Pars ciliaris erscheint.

Länge des vorderen dünnen Teils des retinalen Blattes der sekundären Augenblase m. a. W. der in Bildung begriffenen Pars ciliaris 0,21—0,23 mm, Dicke dieses Abschnitts von vorn nach hinten 0,037—0,064—0,070 mm, Dicke der eigentlichen Pars optica retinae vorn 0,081—0,108 mm, Dicke der eigentlichen Pars optica retinae hinten im Augengrunde 0,24 mm, Dicke der Pigmentlage vorn 0,043—0,048 mm, Dicke des Linsenepithels am dicksten Teile 0,048 mm.

Fig. 17. Horizontalschnitt des Auges eines 13 mm langen menschlichen Embryo. 88mal vergr.

Fig. 18. Ein Teil eines andern solchen Schnittes. 380mal vergr.

Fig. 17 ist in der Netzhaut stark geschrumpft und zeigt in der Mitte und seitlich einen gut entwickelten mesodermalen Glaskörper, der in Fig. 18 mit zahlreichen Blutgefäßen und sternförmigen Bindesubstanzzellen sehr deutlich zur Anschauung kommt (*MGl*) und am Isthmus mit dem äußeren Mesoderm zusammenhängt. Der retinale Glaskörper (*rGl*) ist in derselben Figur längs der Seitenwand der Retina als feinstreifige Masse zu erkennen, die namentlich gegen den nicht mehr dargestellten Umschlagsrand der sekundären Augenblase zu einem deutlichen Isthmusbündel (*IB*) sich verdichtet und der abgehobenen Limitans interna (*Li*) dicht anliegt. Von retinalen Glaskörperfortsätzen ist nichts zu sehen, dagegen sind MÜLLERsche Fasern (*MF*) im seitlichen Teile der Netzhaut sehr deutlich. Die Linse ist an dem Schnitte der Fig. 18 ganz normal beschaffen, in der Fig. 17 dagegen ist die Linsenkapsel von der hinteren Fläche der Linse weit abgehoben und der Zwischenraum beider Teile von einer teils faserigen, teils blasigen Masse erfüllt, die von den veränderten Teilen der Linsenfasern herrührt und an v. LENHOSSÉKsche Fortsätze erinnert.

Linsendurchmesser im Äquator 0,360 mm, Retina seitlich dick 0,073 mm.

Fig. 19. Teil eines Horizontalschnittes des Auges eines 8 cm langen Schweinsembryo. Vergr. 70.

Die Eintrittsstelle des Sehnerven trägt in der Mitte ein gefäßhaltiges Gewebe, aus welchem seitlich die Gefäßanlagen der Retina (*Vr*) hervorgehen, welche infolge Schrumpfens des Glaskörpers samt der Limitans interna retinae von der

Netzhaut sich abgelöst haben und nun als äußerste Begrenzung des Corpus vitreum erscheinen. Im Glaskörper selbst kommen die Vasa hyaloidea propria zum Vorschein, die alle mit Höhlungen und Blutzellen erfüllt sind und aus dem mittleren Teile des Sehnerveneintrittes ihren Ursprung nehmen. Im Glaskörper liegen viele Vasa hyaloidea propria ganz oberflächlich nahe an der Limitans und den Retinagefäßen, von denen keines ein Lumen besitzt. Diese Retinagefäße enden am Äquator des Auges.

Fig. 20. Von einem andern Auge desselben Schweinsembryo, die Gegend der Pars ciliaris und Irisanlage. Vergr. 140.

Die Entwicklung der Glaskörperfasern von dem hinteren Ende der Pars ciliaris retinae deutlich. Von der Ora serrata an nach hinten zu hat sich der Glaskörper samt der Limitans interna retinae von der Pars optica der Netzhaut abgehoben. Zonulafasern sind nicht zu sehen. Die Membrana pupillaris hat sich von der Linse abgehoben und ist so eine große unnatürliche Lücke entstanden.

An der Ora serrata Dicke der Retina 0,108 mm, Dicke der Retina im Grunde des Auges 0,27 mm, Länge der Pars ciliaris und Iris 0,6 mm, Dicke des Linsenepithels an der Übergangsstelle 0,016 mm.

Das Tömösvarysche Organ der Myriopoden.

Von

Dr. Curt Hennings.

Mit Tafel V und einer Figur im Text.

Einleitung.

»Près de la face externe de l'insertion des antennes, j'ai observé un organe particulier, remarquable en dehors par un enfoncement oblongue et qui pourrait peut-être passer pour l'organe de l'ouïe.«

Mit diesen Worten deutet der berühmte russische Zoologe und Myriopodenforscher J. F. Brandt (1839. Lit.-Nachw. 4a) meines Wissens zum erstenmal auf bis dahin unbekannte Sinnesorgane bei den Glomeriden hin, deren Kenntnis ein eigentümliches Schicksal verfolgte: Nachdem sie Gervais (1847—8) noch einmal unter Berufung auf Brandt erwähnt, gerieten sie völlig in Vergessenheit, bis Fr. Leydig (64—21) in seinen »Tafeln zur vergleichenden Anatomie« wiederum die Aufmerksamkeit auf jene Gebilde lenkte, indem er »ein eigentümliches Sinnesorgan in der Haut des Kopfes von *Glomeris limbata* Latr.« beschrieb und abbildete. Seine beiden Figuren stellen den Bau und die Innervation dieses Organs dar, sind jedoch im wesentlichen unzutreffend; ein solches Versehen dürfte aber wohl nicht verwunderlich erscheinen, wenn man bedenkt, daß das Mikrotom und seine Technik damals noch unbekannt waren.

Trotzdem nun jenes Organ bereits also gewissermaßen zweimal entdeckt war, fand es nicht nur keine Beachtung, sondern wurde wiederum vergessen. Erst zwanzig Jahre später erwähnen es zwei Forscher ungefähr gleichzeitig, nämlich Latzel (83—20) und Tömösvary (83—31). Ersterer nannte es Schläfengrube, Fovea lateralis capitis, gibt auch ein kleines topographisches Bild, geht aber bei der fast ausschließlich systematischen Bedeutung seines Werkes nicht näher darauf ein; der ungarische Zoologe bietet eine sehr oberfläch-

liche und in keiner Weise einen Fortschritt bedeutende Beschreibung, ohne eine Zeichnung beizufügen.

Aus Unkenntnis jener beiden ersten Beobachter des in Rede stehenden Gebildes wurde nun trotzdem TÖMÖSVARY die Ehre zuteil, dieses nach seinem Namen benannt zu sehen. Als erste begingen VOIGT und YUNG (89—34) diesen nomenklatorischen Irrtum, indem sie in ihrer Monographie des *Lithobius forficatus* L. von einem TÖMÖSVARYschen Organ sprechen; ihnen folgten dann hierin der französische Anatom SAINT-REMY (89—28) und der Belgier WILLEM (92—35).

Die Ausdrücke »TÖMÖSVARYscher Nerv« und »TÖMÖSVARYsches Organ« haben sich seither so vollständig eingebürgert, daß ich es für vorläufig aussichtslos halte, einen neuen einzuführen, bis es geglückt sein wird, durch einwandsfreie biologische Experimente die Funktion dieses Sinnesapparates festzustellen.

Um die einschlägige Literatur bereits an dieser Stelle vollständig aufzuführen, muß ich noch die Arbeiten von BOURNE (85—3) und ZOGRAFF (99—37a) nennen. Ein andrer kleiner Aufsatz des letzteren (1900—37c) ist, da russisch geschrieben, mir nur zum Teil zugänglich gewesen (der Verfasser scheint einige histologische Befunde anders zu deuten als ich im folgenden ausführe). Von mir erschien bereits eine vorläufige Mitteilung (99—12a) mit einigen morphologischen Daten und ein Teil dieser vorliegenden Arbeit[1] als Dissertation (1900—12b).

Erster spezieller Teil.

Bau und Entwicklung des Organs bei Glomeris.

1. Material und Untersuchungsmethoden (nebst einigen biologischen Beobachtungen).

Als Material dienten mir folgende Vertreter dieser Gattung: eine Anzahl ausgewachsener sowie jugendlicher Formen der *Glomeris pulchra* Koch aus Dalmatien verdanke ich der Liebenswürdigkeit des Herrn Dr. HEYMONS, wofür ich ihm auch an dieser Stelle meinen besten Dank ausspreche; einige Exemplare von *Typhloglomeris coeca* Verhoeff konnte ich vom Autor erwerben; die Hauptmasse der untersuchten Objekte sammelte ich mir selbst im Deister, einem ausgezeichneten Fundplatz für *Glomeris marginata* Villers (= *Gl. limbata*

[1] Mehrjährige schwere Erkrankung läßt mich erst jetzt zur Publikation derselben kommen.

Latr.). Nach meinen in diesem mittelhohen waldreichen Gebirge gemachten Erfahrungen ist jedoch im Gegensatz zu den Mitteilungen vom Raths (90—27a) der Herbst gerade die ungünstigste Jahreszeit zum Einsammeln der Tiere, im Frühjahr dagegen erbeutete ich in wenigen Tagen über 1200 Stück, die, nach Hause transportiert, in ihren Terrarien auch sofort mit der Eiablage begannen.

Ich ließ es mir natürlich angelegen sein, biologische Beobachtungen anzustellen, und kann die diesbezüglichen Erfahrungen, welche vom Rath (91—27b), Humbert (67—14) u. a. gemacht haben, im allgemeinen bestätigen und in zwei Punkten erweitern: die *Glomeris*-Weibchen, die sich zur Ablage ihrer Eier anschicken, verkriechen sich niemals in die Erde, bleiben vielmehr stets an der Oberfläche, allerdings unter der Schicht dürrer, zum Teil modernder Buchenblätter. (Wie ich im Deister beobachtet hatte, bilden diese die Lieblingsnahrung der *Marginata*, und ich hatte sie daher auch in ihren Terrarien reichlich damit versorgt.) Ferner fand ich nicht nur außerordentlich häufig in den Erdkapseln, mit denen die Weibchen ihre Eier zu umhüllen pflegen, zwei, sondern auch oft drei Eier, deren jedes dann in einer eignen kleinen Kammer lag.

Der großen Fruchtbarkeit der *Glomeris*-Weibchen[1] wirkt, gewissermaßen als korrigierender Faktor, die leichte Reaktionsfähigkeit ihrer Eier auf Fäulniserreger entgegen. Hierdurch verlor ich fast den vierten Teil meines entwicklungsgeschichtlichen Materials, und zwar ging gerade von den oben beschriebenen »Zwillings-« und »Drillings«-Eiern ein großer Prozentsatz durch Fäulnis zugrunde. Solche Erdklümpchen nun, deren Inhalt zu verwesen beginnt, dienen sowohl im Terrarium als auch im Freien — wie ich mich häufig überzeugen konnte — in manchen Fällen einem Nematoden zum Aufenthalt, fast immer aber haben sich Aphoruren in ihnen angesiedelt, denen der geschützte Platz eine geeignete Stelle zur Eiablage bietet. Daß diese kleinen Poduriden in irgend einem Zusammenhang mit dem Absterben der *Glomeris*-Eier stehen, möchte ich bei ihrer ausgesprochenen Vorliebe für faulende Stoffe bezweifeln, jedoch erscheint dies mir für den Nematoden keineswegs ausgeschlossen zu sein.

Um später eine genaue Altersangabe für die einzelnen Entwicklungsstadien machen zu können, isolierte ich nach je zwölf Stunden die während der voraufgegangenen Zeit abgelegten Eier, mußte jedoch

[1] Die von mir in der Gefangenschaft gehaltenen 1200 Exemplare, deren Mehrzahl allerdings Weibchen waren, lieferten mir einige tausend Eier.

bald die Erfahrung machen, daß Embryonalformen, die meiner Schätzung nach ungefähr gleichalterig sein mußten, sich nicht in demselben Stadium befanden. Dies ließe sich ja vielleicht auf die verschiedene Feuchtigkeit in den einzelnen Isolierbehältern, auf verschiedene Temperatur der umgebenden Luft, auf verschieden starke Belichtung oder Ähnliches zurückführen. Ich bin jedoch nicht abgeneigt anzunehmen, daß die Eier überhaupt nicht alle im selben Stadium die Mutter verlassen. — Jedenfalls muß ich von jeder absoluten Altersbestimmung für die einzelnen Stadien Abstand nehmen und beschränke mich auf relative Angaben, wozu z. B. die Anzahl der Körpersegmente, die Ausbildung der Beine und dgl. sehr geeignet sind.

Bei der Vorbereitung der Diplopoden-Eier und -Embryonen zum mikroskopischen Studium bieten — wie dies schon Heathcote (86—11a) bei seinen *Julus*-Untersuchungen erfuhr — vor allem das harte Chorion und die große Menge von Nahrungsdotter beträchtliche Schwierigkeiten. Da ein Abpräparieren oder Anstechen des ersteren erfolglos war, so verfuhr ich in der Weise, daß die aus den Erdhüllen herausgeschälten Eier mit Wasser von 90° übergossen und abgetötet wurden: man erzielt so ein Aufplatzen oder doch wenigstens eine Ablösung des Chorions von der Eimasse. Nach 2—5 Minuten kamen die Objekte dann in die Konservierflüssigkeit. Als solche dienten mir teils warm konzentrierter Sublimatalkohol, teils Pikrinalkoholgemische. Diese, von Purcell (94—26) gerade bei nervösen Elementen mit gutem Erfolg angewandt, bestanden zu gleichen Teilen aus absolutem Alkohol und Pikrinsäure resp. Pikrinschwefel- oder Pikrinsalpetersäure, und gelangten kalt oder auf 50° erwärmt zur Anwendung. Bedient man sich der erwärmten Gemische, so wird eine vorherige Übergießung mit heißem Wasser überflüssig. Die konservierten Objekte wurden dann meist mit Boraxkarmin gefärbt, in Paraffin eingebettet und in Serien von 2—5 μ dicken Schnitten zerlegt. Hierbei ist die große Menge Nahrungsdotter, welche bekanntermaßen nicht wie bei den Chilopoden im Darm, sondern in der Leibeshöhle selbst gelegen ist und alle Spalten zwischen den Muskeln usw. ausfüllt, ungemein störend: durch Anwendung von Mastixkollodium kann man jedoch ein Zerbröckeln des Schnittes vermeiden.

Ungleich größer waren die Schwierigkeiten, welche die ausgewachsenen Tiere der mikroskopischen Technik boten. Lange Zeit war es mir unmöglich, eine geeignete Konservierung zu erzielen: Pikrinalkoholgemische, Chromsäure und Sublimat versagten ebenso,

wie Eau de Javelle, Eau de Labarraque und Perényische Flüssigkeit. Endlich führte das von mir zusammengestellte Salpeter-, Chrom-, Pikrinsäure-Sublimatalkohol-Gemisch[1] (1900—12c) zum gewünschten Resultat. Die mit Chloroform betäubten Tiere wurden, um jeden Zutritt der Luft zu vermeiden, unter dieser Flüssigkeit dekapitiert, die Köpfe blieben auf 12—24 Stunden darin, um dann durch Alkohol von steigender Konzentration und Xylol in Paraffin überführt zu werden. Unter Anwendung von Mastixkollodium konnte ich Schnittserien von 2—4 μ erzielen.

Die Färbung der aufgeklebten Schnitte geschah zunächst teils mit Grenachers Hämatoxylin, teils mit Heidenhains Hämatoxylineisen. Auf Grund der oben erwähnten Zograffschen Arbeiten versuchte ich dann auch Doppelfärbungen; das von Ramón y Cajal empfohlene Methylenblau-Fuchsingemisch ergab dabei nicht so günstige Resultate wie die Kombination Ammoniakkarmin-Methylenblau nach Rehm.

2. Bau des Organs bei erwachsenen Tieren.

a. Äußere Morphologie des Organs (nebst Topographie des Glomeridenkopfes).

An einer vollständig gestreckten *Glomeris* läßt der Kopf eine obere, eine untere und eine hintere Fläche unterscheiden. Die beiden ersteren bilden rostral und lateral eine ziemlich scharfe Kante miteinander, kaudal gehen sie mit mäßig starker Wölbung in die Hinterfläche über. Diese wird fast völlig von dem Hinterhauptsloch eingenommen, die untere Fläche trägt die Kauwerkzeuge, die Oberfläche weist drei wichtige Sinnesorgane auf.

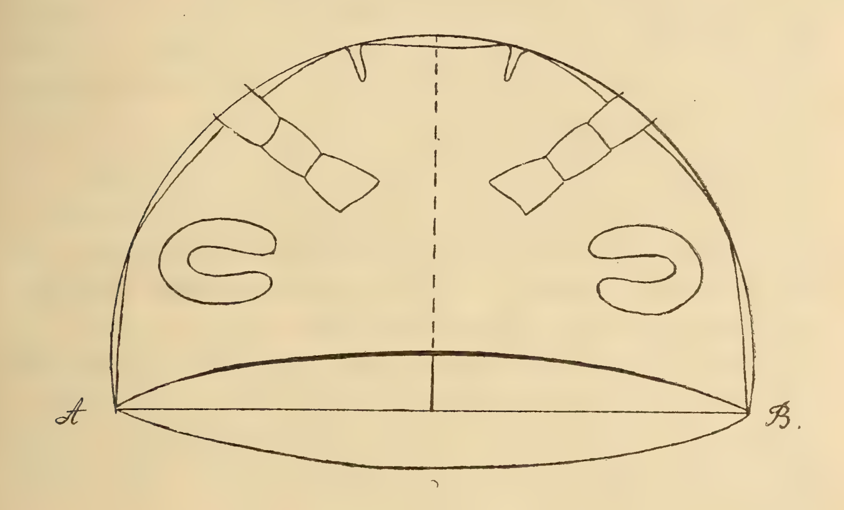
Will man den Kopf einer Glomeride auf eine möglichst einfache stereometrische Grundform zurückführen, wie dies F. E. Schulze (93—30) für die Beschreibung der Lage und Richtung im Tierkörper empfiehlt, so vergleicht man ihn am besten mit einer in der Mitte der Fläche halbierten bikonvexen Linse. An einer solchen kann man dann eine gewölbte Oberfläche, eine gewölbte untere Fläche und eine plane, lanzettförmige Hinterfläche unterscheiden (s. Textfigur).

Die längste Achse, *AB*, verbindet dann die beiden Ecken der

---

[1] Salpetersäure, konzentriert . . . . 16 Teile
Chromsäure, 0,5 %ig . . . . 16 »
Sublimat, gesättigte Lösung in 60 %igem Alkohol . . . . 24 »
Pikrinsäure, gesättigte wässerige Lösung . . . . 12 »
Absoluter Alkohol . . . . 42 »

Hinterfläche, sie entspricht der längsten Perlateralachse des *Glomeris*-Kopfes und beträgt im Durchschnitt 3,5 mm. Eine auf *AB* in ihrem Mittelpunkt senkrecht stehende Achse, die den vorderen scharfen Rand in seiner Mitte trifft, repräsentiert die Kopfprinzipalachse und ist etwa 2,5 mm lang. Bei ausgestrecktem Kopf bildet diese Achse die Fortsetzung der Körperprinzipalachse, am freien, lebenden Tiere jedoch steht sie senkrecht zu dieser, denn eine kriechende *Glomeris* trägt den Kopf nicht horizontal, geradeausgestreckt, sondern im rechten Winkel nach unten abgeknickt; in der Ruhelage ist das Tier dann derart eingerollt, daß die Kopfoberfläche am weitesten nach



innen zu liegen kommt. — Die dorsoventralen Dimensionen besitzen naturgemäß verschiedene Länge; am rostralen Ende der Kopfprinzipalachse, dort wo obere und untere Fläche ineinander übergehen, reduzieren sie sich auf Null, am kaudalen Ende derselben entsprechen sie der Höhe der Kopfhinterfläche und betragen etwa 2 mm.

Der rostrolaterale scharfe Rand endlich, der bei der halbierten Linse von einem Halbkreis gebildet wird, läßt am *Glomeris*-Kopf drei Abschnitte unterscheiden: einen größeren, rostralen, der zwei hier nicht in Betracht kommende Einschnitte aufweist, und mit etwas stärkerer Krümmung in einen dextralen und einen sinistralen Randteil übergeht.

Ich habe hier die ganze Konfiguration des Glomeridenkopfes und die darauf bezüglichen, noch nicht allgemein gebräuchlichen Ausdrücke etwas eingehender behandeln zu müssen geglaubt, da sonst

die im folgenden oft angewandten Bezeichnungen der Schnittrichtung leicht zu Mißverständnissen führen könnten.

Unter einem Frontalschnitt verstehe ich nun jeden Schnitt, der parallel liegt mit der die Kopfprinzipal- und eine Perlateralachse enthaltenden Ebene; ein Transversalschnitt ist dann parallel der Transversalebene, die eine Dorsoventral- und eine Perlateralachse enthält; ein Sagittalschnitt endlich wird parallel der Medianebene geführt, d. h. jener Ebene, die von einer Dorsoventralachse und der Prinzipalachse gebildet wird.

Die Oberfläche des *Glomeris*-Kopfes (Fig. 1) trägt nun drei wichtige Sinnesorgane: dextran und sinistran die Augen, mediad von diesen die Tömösvaryschen Organe und an der Spitze der Fühler die Antennenorgane. Die ersteren liegen in der Neunzahl jederseits an den scharfrandigen Übergangsstellen der dorsalen in die ventrale Kopffläche; sie nehmen an Größe von vorn nach hinten (rostrokaudad) allmählich zu und sind in einer Reihe angeordnet mit Ausnahme des ersten und letzten, die mediad vom zweiten resp. achten ihren Platz finden. (Ihr feinerer Bau ist durch eine kurze Mitteilung Grenachers (80—9) teilweise bekannt.) Die Antennenorgane stehen hauptsächlich auf dem siebenten, letzten Fuhlerglied.

Die Tömösvaryschen Organe endlich, von denen jederseits eines vorhanden ist, kann man folgendermaßen, wenigstens für die mir vorliegenden Vertreter dieser Gattung, charakterisieren (Fig. 2): Eine hufeisenförmige Grube, deren größte Länge 0,55 bis 0,9 mm, deren größte Breite 0,35 bis 0,6 mm beträgt, ist von einer dünnen Chitinhaut bedeckt. Der Grubenrand ist dunkel gefärbt, oft selbst dunkler als der übrige Kopf, die Grubendecke dagegen zeigt den hellgelben Farbenton pigmentfreien Chitins und liegt nur wenig tiefer als der Rand; gestützt wird sie durch balkenartige, dunkle Verdickungen, welche von dem »Zapfen« ausgehen, dem mediolaterad in die Grube vorspringenden und ihr die typische hufeisenförmige Gestalt gebenden Gebilde. Dieser Zapfen ist in seinem medialen Teil schmal, verbreitert sich aber in seinen lateralen Partien allmählich; er ist ebenso dunkel gefärbt wie der übrige Kopf und auch wie dieser mit feinsten Härchen bedeckt. Die Grubendecke ist unbehaart und stellt ein einheitliches Chitinstück dar bis auf eine sie der Länge nach durchsetzende Spalte, die in der Aufsicht fein gezähnelt erscheint. Diese Spalte reicht jedoch nicht bis an die Enden der Hufeisenarme: hier gehen die durch den Spalt gebildeten beiden Lamellen der Decke ineinander über. In der Grube selbst bemerkt man unter der

deckenden Chitinhaut einen gleichfalls hufeisenförmig gebogenen dicken Wulst, der nicht die ganze Grube, sondern nur ihren zentralen Teil ausfüllt. Er ist von einer gleichfalls pigmentfreien dünnen Chitinlage bedeckt, die vollkommen einheitlich ist und weder Spalten noch Poren trägt; unter seiner chitinigen Oberfläche bemerkt man eine dicke Lage verschieden großer Körnchen.

Das Tömösvarysche Organ bei *Typhloglomeris* Verhoeff stimmt mit demjenigen bei *Glomeris marginata* und *pulchra* in den eben beschriebenen morphologischen und, wie ich gleich hinzufügen will, auch in allen histologischen Charakteren vollständig überein; es unterscheidet sich von ihm nur durch die Maßverhältnisse. Die folgenden Zahlen, die natürlich Durchschnittswerte angeben, mögen dies erläutern:

	Typhloglomeris	*Glomeris*
größte Länge der Grube . .	374 μ	576 μ
größte Breite der Grube . .	255 »	357 »
größte Breite des Zapfens . .	93 »	102 »
geringste Breite des Zapfens .	42 »	51 »
Breite der Grubendecke . .	85 »	136 »

Diese Zahlen beweisen, daß zwar die absoluten Maße der beiden Gattungen nicht übereinstimmen, daß aber die relativen Verhältnisse dieselben sind. Denn da die ausgewachsenen *Typhloglomeris* — wenigstens in der geringen Zahl von Exemplaren, die mir zur Verfügung stand — überhaupt kleiner sind als *Glomeris marginata* und *pulchra*, so ist es nur natürlich, daß auch sämtliche Organe bei ihnen kleiner sein müssen. Verhoeff hatte ursprünglich in seiner Gattungsdiagnose für seine *Typhloglomeris* angegeben (98—32a), daß die Schläfengruben nicht hufeisenförmig, sondern »ringsum geschlossen« seien, ein Irrtum, den ich in der bereits erwähnten vorläufigen Mitteilung berichtigen konnte; daraufhin hat er nun (99—32b) seine Diagnose abgeändert, aber auch in ihrer jetzigen Fassung erscheint sie mir nicht glücklich: es soll jetzt bei *Typhloglomeris* »die Schläfengrubenfurche fast elliptisch« sein; das ist nun nach meinen obigen Ausführungen nicht richtig, es muß heißen: Schläfengruben in ihrer Form und in ihrem Bau denen bei *Glomeris* gleich, nur etwas kleiner, entsprechend der geringeren Größe der *Typhloglomeris*. Der Übersichtlichkeit wegen will ich im folgenden die einzelnen nur auf Schnitten erkennbaren Bestandteile des Tömösvaryschen Organs gesondert betrachten, und zwar zunächst das Chitinskelett, dann den Wulst und endlich die Innervation.

b. Die Hartgebilde des Organs.

Wie schon erwähnt, ist das Chitin des Grubenrandes und des Zapfens dunkel pigmentiert, das der Grubendecke dagegen hellgelb gefärbt. Sagittalschnitte (Figg. 3—5) lassen — außer der dem Chitin überhaupt eigentümlichen lamellösen Schichtung — erkennen, daß die dunkle Farbe von einer dicken Schicht körnigen Pigments herrührt, die das Chitin unterlagert und an manchen Stellen durch feine Gänge in dasselbe eindringt; der Grubendecke dagegen fehlt das Pigment. Die in der Aufsicht feingezähnelt erscheinende Längsspalte, welche die Grubendecke durchsetzt, erweist sich auf dem Sagittalschnitt als ein kompliziertes Gebilde: die starke Chitincuticula des Zapfens verschmälert sich an der Peripherie bedeutend und geht am Rande über in zwei Spitzen, welche eine Vertiefung zwischen sich fassen und von denen die dorsale kürzer ist als die ventrale. In ähnlicher Weise ist der Grubenrand an seiner dem Grubenzentrum zugekehrten Seite rechts und links in einen Zahn ausgezogen und greift mit diesem in die von den beiden Spitzen gebildete Vertiefung. Auf diese Weise ist das Grubeninnere, d. h. also der oben genannte Wulst, zwar nicht von der umgebenden Luft abgeschlossen, wird jedoch sowohl vor der Berührung mit Fremdkörpern, wie Staub, Erde usw., als auch vor der Verletzung durch einen Feind geschützt: ein Druck, der auf die Spalte wirkt, muß schon verhältnismäßig bedeutend sein, um diese Verbindung trotz ihres scheinbar lockeren Gefüges zu lösen.

Auf einem medialen Sagittalschnitt (Fig. 3) sieht man, daß der Zapfen ventral kaum an Breite abnimmt und seine Cuticula sowohl wie die des Grubenrandes sich als zarte Lamelle auf die Oberfläche des Wulstes fortsetzt. Ein mehr lateral in derselben Richtung geführter Schnitt (Fig. 4) läßt jedoch erkennen, daß das Chitin des Zapfens hier nicht mehr mit dem Wulst in Verbindung steht, sondern nach unten in eine Spitze ausläuft, die jenen nicht mehr erreicht. Auf einem noch mehr lateral geführten Sagittalschnitt (Fig. 5) ist der Zapfen endlich auf einen schmalen Chitinbalken reduziert; seine oben geschilderte Verbindung mit dem Grubenrand ist jedoch überall dieselbe geblieben und zeigt sich auch auf einem Transversalschnitt, der durch die Mitte des Zapfens gelegt ist (Fig. 6), in derselben Weise ausgebildet: ein solcher Schnitt zeigt deutlich, daß der Zapfen in seinen medialen zwei Dritteln eine beträchtliche Höhe besitzt, in seinem lateralen Drittel aber ziemlich plötzlich sich verschmälert,

um endlich mit dem gegenüberliegenden Grubenrand den Zahnverschluß zu bilden.

Es setzt sich also die Cuticula des Randes überall, diejenige des Zapfens nur in seinem medialen Abschnitt ventral fort, um als zarte Lamelle die Oberfläche des Wulstes abzugeben.

c. Der Sinneswulst.

Entsprechend der Konfiguration des ganzen Organs ist auch der Wulst hufeisenförmig gestaltet: seine Arme sind also medial (Fig 3 w_1 w_2) weit voneinander getrennt, indem hier die breite Basis des Zapfens zwischen ihnen liegt. Etwas weiter lateral, dort wo — im Querschnitt (Fig. 4) — der Zapfen mit seiner basalen Spitze ihn nicht mehr erreicht, sind seine Arme einander sehr genähert, um dann, noch weiter lateral, den Bug des Hufeisens zu bilden, während der Zapfen an dieser Stelle (Fig. 5) durch Verkürzung seiner Dorsoventrale zu einem schmalen Balken geworden ist.

Die Oberfläche des Wulstes trägt eine Chitincuticula, die zwar sehr dünn ist, erheblich dünner als die des Zapfens und des Grubenrandes, trotzdem aber, abgesehen von ihrer lamellösen Schichtung, vollkommen einheitlich ist: bei den von mir untersuchten Exemplaren habe ich niemals irgend etwas von Poren oder Kanälen gesehen, wie sie Zograff (99—37a und c) beschreibt. Der Wulst selbst besteht aus langgestreckten, sehr schmalen Sinneszellen, deren Kerne in drei bis vier Reihen angeordnet erscheinen (Fig. 3 *sz* und *k*) und sich ausschließlich im proximalen, d. h. also basalen Abschnitt befinden. In den distalen Enden dieser Sinneszellen, ziemlich dicht unter der chitinigen Oberfläche, fallen eine Anzahl rundlicher, körnerartiger Gebilde (Fig. 3 *ko*) auf.

Diese Körnchen schwanken in ihrer Größe zwischen 0,8 und 5,0 μ; sie zeigen im allgemeinen kugelige Gestalt, nähern sich aber bisweilen bald der bohnen-, bald der biskuitähnlichen Form; in manchen Fällen erscheinen sie grellgelb gefärbt, oft sind sie auch völlig farblos, niemals aber reagierten sie auf die von mir angewandten Tinktionsmittel; ihre Konturen sind scharf und deutlich, ihr Lichtbrechungsvermögen ist stark, so daß sie noch im Kanadabalsam gut hervortreten. Gegen Säuren (Salzsäure, Salpetersäure, Schwefelsäure, Essigsäure) beweisen sie eine große Widerstandsfähigkeit, während Kalilauge sie schnell zur Auflösung bringt.

Lancaster und Bourne (83—19) haben in den Augen sowohl wie in der Leber von *Euscorpius carpathicus* und *italicus* glänzende

Kugeln beobachtet, die sie Phaosphären nannten. Dieselben Gebilde fand PURCELL (94—26) in den entsprechenden Organen der Phalangiden. Der letztere Autor gibt an, daß sie anscheinend in einer nicht ganz von ihnen erfüllten Vakuole liegen, sich mit Hämatoxylin graublau färben und beim ersten Anblick zwar homogen erscheinen, bei starker Vergrößerung aber ein deutliches Netzwerk erkennen lassen; dagegen sah PARKER (87—24) in den Phaosphären von *Centrurus* einige stark lichtbrechende Punkte. PURCELL betrachtet nun jene Gebilde als »Stoffwechselprodukte, die in den verschiedensten Geweben auftreten können und wahrscheinlich in einem Zusammenhang mit der Ernährung stehen« . . . . — Ich bin geneigt, die Körnchen im »Sinneswulst« des TÖMÖSVARYschen Organs mit den Phaosphären zu analogisieren; freilich scheinen die Unterschiede vorläufig noch recht erhebliche zu sein, vor allen Dingen fehlen jenen sowohl jede Struktur, als auch alle körnigen Einschlüsse, aber beides ist, wie ich glaube, nicht bestimmend für den Begriff des Stoffwechselproduktes. Andrerseits kann meines Erachtens die verschiedene Größe der Körnchen, sowie ihre nicht durch Tinktionsmittel erzielte verschiedene Färbung meine Annahme nur unterstützen! Jedenfalls glaube ich das als sicher hinstellen zu können, daß diese Gebilde kein Drüsensekret repräsentieren.

Aus dieser Beschreibung des Wulstes geht wohl zur Genüge hervor, daß er den eigentlichen sensiblen Teil des ganzen Organs vorstellt, während die Hartgebilde ausschließlich zu seinem Schutze vorhanden sind.

d. Die Innervation.

Die von mir angewandte Doppelfärbung nach REHM (s. o.) eignet sich vorzüglich zum Studium der Histologie des Nervensystems: die Punktsubstanz des Gehirns erscheint durch das Ammoniakkarmin zart rosa tingiert, ebenso auch die Nervenfasern; die zelligen Elemente dagegen nehmen durch die Nachfärbung mit Methylenblau einen tiefblauen Farbenton an.

Nach dem Vorgang von VIALLANES (90-93—33) unterscheidet man am Arthropodenhirn jetzt allgemein drei Teile; das Protocerebrum, das Deutocerebrum und das Tritocerebrum. Ersteres bildet den vordersten Abschnitt des Gehirns; seine Hauptmasse wird durch den Lobus frontalis (Fig. 7 *lf*) repräsentiert, welcher bei *Glomeris* die Nerven für die drei Sinnesorgane der Kopfoberfläche entsendet: den Nervus antennarum, den Nervus opticus und den Nervus Tömösvaryi

(so bezeichnete SAINT-RÉMY [87—28] zuerst den Nervenstamm, welcher das TÖMÖSVARYsche Organ versorgt). Von diesen drei Nerven entspringt derjenige für die Antennen am weitesten medial und isoliert, die beiden andern aber lateral und mit gemeinsamer Wurzel. Nach den Seiten zu nimmt nämlich der Lobus frontalis ganz allmählich an Breite ab, um schließlich in den mehr rostralen Nervus opticus (Fig. 7 *no*) und den mehr kaudal gelegenen TÖMÖSVARYschen Nerven (Fig. 7 *nT*) überzugehen. Eine ziemliche Strecke weit verlaufen beide dicht neben einander, nur getrennt durch einen starken Tracheenast; schließlich teilt sich der Opticus in neun Äste (Rami optici, Fig. 7 *ro*) deren jeder zu einem der neun Ocellen geht. Der Nervus Tömösvaryi zieht sich, von einer kräftigen Nervenscheide (Fig. 7 *ns*) umhüllt, zu dem gleichnamigen Organ hin, dringt in dieses von unten her ein und verzweigt sich dann ausschließlich innerhalb des Sinneswulstes in ein Gewirr feinster Nervenfasern, denen die Innervation der Sinneszellen zukommt.

Bei *Typhloglomeris coeca* Verhoeff entspringt, wie ja von vornherein anzunehmen war, der Nervus Tömösvaryi gleichfalls aus dem Protocerebrum; der einzige Unterschied zwischen dieser Form und *Glomeris* besteht eben nur in dem vollständigen Fehlen des Opticus: das Protocerebrum verschmälert sich laterad ganz allmählich und geht dann in den TÖMÖSVARYschen Nerven über, ohne auch nur feinere Äste dabei abzugeben, die man als Rudimente der Augennerven deuten könnte.

3. Entwicklung des Organs.

Einleitung: Während die Anamorphose der Diplopoden, d. h. die Umbildung der Larve in das ausgewachsene Tier, in der neueren Zeit von zahlreichen Forschern eingehend studiert worden ist, so von LATZEL (83—20), VOM RATH (91—27) u. a., blieb unsre Kenntnis der Embryonalentwicklung dieser Myriopodengruppe außerordentlich gering. Die betreffenden Arbeiten liegen entweder sehr weit zurück, wie diejenigen von NEWPORT (41—23), FABRE (55—7) und METSCHNIKOFF (74—22a), und können daher fast nur noch historisches Interesse beanspruchen, oder sie befassen sich nur mit der Segmentierung und dem Körperbau, so die Mitteilung, die HEYMONS (97—13a) gegeben hat. Die einzige ausführlichere neuere Untersuchung stammt von HEATHCOTE (86, 88—11), dieser aber beschränkte sich ausschließlich auf *Julus terrestris*. *Glomeris*[1] nun weicht im ausgebildeten

[1] Von *Typhloglomeris* standen mir keine Entwicklungsstadien zur Verfügung.

Zustand so erheblich von jener Form ab — ich erinnere hier nur an die Verschiedenheiten der Respirations- und Kopulationsorgane —, daß auch die Entwicklung in zahlreichen Punkten von derjenigen des *Julus* differieren muß, ganz abgesehen davon, daß die Heathcotesche Arbeit noch manche Lücken aufzuweisen hat.

Um über den Rahmen dieser Arbeit nicht hinauszugehen, werde ich hier nur solche Embryonalstadien beschreiben, welche für die Entwicklung des Tömösvaryschen Organs von Wichtigkeit sind.

I. Stadium.

Das junge Tier besitzt eine Länge von 1,25 mm, es liegt unbeweglich in seiner Eihülle — und selbstverständlich auch noch in der Erdkapsel —, ist jedoch schon deutlich segmentiert und weist außer drei gegliederten Beinpaaren bereits zwei Paar wohl vom Körper abgesetzter, aber ungegliederter Fußstummel auf. Bauchganglienkette und Darm sind gut ausgebildet. Der Kopf hat die typische Form, d. h. seine lange Achse ist die Perlateral-, seine kurze die Prinzipalachse (erstere mißt 480 μ, letztere 340 μ), und umschließt das große Protocerebrum (Fig. 8 *G*). Die beiden Kopfgruben, die auch Heathcote bei *Julus* beschreibt, sind noch deutlich sichtbar (*Kg*, Fig. 8 links): sie liegen zu beiden Seiten der Mediane und dringen etwa 20 μ tief in die Hirnmasse ein. Laterad von ihnen bemerkt man jederseits ein eigentümliches Gebilde (*Kl*, Fig. 8 links): eine Anzahl dunkler tingierter Zellen sind in Form von drei Zipfeln angeordnet, in deren Mitte man die typischen Gehirnzellen sieht. Wie andre Schnitte derselben Serie lehren, handelt es sich um drei Gruben, die von der Kopfoberfläche her in das Innere des Gehirns eindringen (die äußeren Öffnungen zweier dieser Gruben sind auf Fig. 9 dargestellt) und derart nebeneinander liegen, daß ihre Wandungen im Querschnitt kleeblattartig erscheinen. In der Literatur geschieht nirgends dieser drei Grubenpaare Erwähnung, auch Heathcote hat sie nicht bei *Julus* gesehen.

Nun beschreibt Heymons (98—13b) für *Scolopendra* unter den Bestandteilen, aus denen sich das Vorderhirn zusammensetzt, zwei Ganglienpaare, deren eins den medialen Hirngruben entstammt und sich an der Bildung der dorsalen Hirnrinde beteiligt, während das andre Paar aus den lateralen Hirngruben hervorgeht und den Übergang zu den Lobi optici darstellt.

Die beiden oben für *Glomeris* beschriebenen medialen Kopfgruben sind wohl ohne weiteres sowohl anatomisch wie physiologisch den

von Heymons beschriebenen medialen Hirngruben gleichwertig, ich glaube aber nicht fehlzugehen, wenn ich das kleeblattförmige Gebilde des *Glomeris*-Kopfes mit den lateralen Hirngruben der *Scolopendra* homologisiere.

Auf diesem nun wohl genügend charakterisierten Entwicklungsstadium wird das Tömösvarysche Organ angelegt:

Das Ektoderm bildet lateran, dort wo es mit dem Gehirn in Verbindung steht, eine starke Verdickung, die ich Sinnesplatte (*sp*, Fig. 8 rechts) nennen möchte, da sie die gemeinsame Anlage der Augen und des Organs darstellt. Ihr Übergang in das Protocerebrum geschieht an zwei dicht benachbarten Stellen, von denen, wie ich hier gleich vorweg erwähne, die dorsale sich zum Nervus Tömösvaryi (*NT*, Fig. 8 rechts), die mehr ventral gelegene zum Nervus opticus (*No*, Fig. 8 rechts) auswächst. Der Kopf nimmt nämlich bei dem allmählichen Wachstum des Tieres verhältnismäßig viel mehr an Größe zu als das Protocerebrum: hierdurch rücken einmal die auf diesem ersten Stadium an der Außenseite gelegene Sinnesplatte resp. die aus ihr hervorgehenden Organe auf die Kopfoberfläche herauf, und ferner sind die beiden Verbindungsstellen von Gehirn und Sinnesplatte genötigt sich zu strecken, wobei sie dann zu den genannten beiden Nerven werden.

II. Stadium (Fig. 10).

Auf diesem Stadium sind die medialen Kopfgruben noch deutlich sichtbar, die lateralen dagegen, d. h. das oben beschriebene kleeblattförmige Gebilde bereits verschwunden. Die Dotterkugeln sind im Rumpf noch in reichlicher Menge vorhanden, im Kopf haben sie eine erhebliche Reduktion erlitten. Im übrigen hat sich der Habitus des jungen Tieres nicht verändert, die Zahl der Beine und der Fußstummel ist dieselbe geblieben.

Die Sinnesplatte dagegen hat ihre Lage in der Weise modifiziert, daß sie nicht mehr direkt sinistran resp. dextran ihren Platz findet, sondern etwas mehr dorsad heraufgerückt ist; ihre wichtigste Veränderung besteht jedoch in folgendem: sie weist einen ziemlich breiten Spalt auf, der in der Richtung eines Radius der Kopfellipse gelegen, sie in einen ventralen und einen dorsalen Abschnitt teilt; ersterer hängt durch die Anlage des Opticus mit dem Gehirn zusammen und stellt als »Augenplatte« die Anlage der Ocellen vor; aus dem dorsalen entwickelt sich die Schläfengrube, ich nenne sie daher »Schläfenplatte« (Fig. 10 *Ap* und *Slp*).

III. Stadium (Fig. 11).

Das Tierchen ist nur wenig gewachsen, doch ist ein Fußstummelpaar neu hinzugekommen, so daß es jetzt außer den drei wohl ausgebildeten Beinpaaren drei Paar stummelförmiger Extremitäten aufweist. Die medialen Kopfgruben sind noch deutlich sichtbar, liegen aber jetzt der Mediane sehr genähert und dringen nicht mehr so tief wie früher in das Protocerebrum ein.

Die Schläfenplatten sind fast vollständig auf die Kopfoberfläche heraufgerückt; in ihrem bisher undifferenzierten Ektoderm ist jetzt eine Sonderung eingetreten: distal hat sich eine in toto kappenförmige Zellschicht abgehoben (Fig. 11 *Ka*), die von der proximalen, mit dem Gehirn in Verbindung bleibenden Partie durch einen Hohlraum geschieden ist. Wie das ganze Organ in diesem Stadium von der Oberfläche des Kopfes her betrachtet, eine rundliche Verdickung darstellt, so besitzt auch der Hohlraum die Gestalt einer Kugelkalotte, d. h. er ist an seiner Basis kreisförmig. — Die Zellkappe tritt nun in Beziehung zur Hypodermis; sie ist an ihrer Peripherie am stärksten, um dann nach dem Zentrum zu immer dünner zu werden. Die Zellen des proximalen Abschnitts zeigen das typische Aussehen nervöser Elemente, außerdem haben sich diejenigen von ihnen, welche der Hypodermis am nächsten, d. h. also am weitesten distal gelegen sind, etwas in die Länge gestreckt, während ihre Kerne nach der Basis gerückt sind: wir haben es mithin bereits auf diesem Stadium mit der Anlage des Sinneswulstes (Fig. 11 *AS*) zu tun.

IV. Stadium (Fig. 12 und 13).

Es ist jetzt zwar eine beträchtliche Größenzunahme zu konstatieren, doch hat sich die Gliederung des Embryos nicht verändert. Die medialen Kopfgruben sind im Verschwinden begriffen.

Die Schläfenplatte liegt nunmehr vollständig auf der Kopfoberfläche und läßt zwei wichtige Veränderungen erkennen, einmal eine außerordentliche Zunahme ihres Chitins, und ferner eine Spaltung der Zellkappe.

Auf diesem Stadium ist natürlich ebenso wie auf dem vorhergehenden das ganze Tier von einer zarten Cuticula bedeckt, weitaus am stärksten ist diese aber jetzt an dem Organ entwickelt, wo die Oberfläche der Sinneswulstanlage (Fig. 12 *AS*) eine breite Chitinschicht aufweist, ebenso auch die Hypodermiskappe (Fig. 12 *Ka*). Letztere ist nun nicht mehr einheitlich, sondern von der Oberfläche

her gespalten, so daß man eine mediale (*m*) und eine laterale (*l*) Lamelle unterscheiden kann; beide sind vorläufig noch gleichgroß und laufen im Transversalschnitt (Fig. 12) an den einander zugekehrten Seiten jede in eine feine chitinige Spitze aus. — Es ist nicht gut möglich, durch den Kopf einen Schnitt in der Weise zu machen, daß man ein genaues Bild des Organs in toto und des jetzt aufgetretenen Spaltes erhält; ich habe daher zu diesem Zwecke die (Transversal-) Schnitte einer lückenlosen Serie in der bekannten Weise rekonstruiert und mir durch Zusammenfügen derselben den ganzen Kopf plastisch dargestellt (schematisch ist diese Rekonstruktion auf Fig. 13 wiedergegeben): Die Kopfoberfläche erscheint in ihren medialen Partien ziemlich stark gewölbt — wie dies auch beim ausgewachsenen Tier der Fall ist — und fällt dann zu den Seiten hin ganz allmählich ab; nicht weit von ihrem lateralen Übergang in die untere Fläche sieht man dann jederseits eine kreisrunde, warzenartige Erhebung, die einen Durchmesser von etwa 50 μ besitzen (Fig. 13 *TO*). Sie wird der Länge nach von einem Spalt durchsetzt, welcher parallel der Kopfprinzipalachse verläuft, aber weder rostral noch kaudal den Rand der Anlage erreicht, indem er nur eine Länge von etwa 25 μ hat. Durch diesen Spalt gelangt man in die Organhöhle, einen, gleichfalls rundlichen Hohlraum von etwa 37 μ Durchmesser.

In diesem Stadium ist die Schläfengrube also noch kreisförmig und der Spalt stellt eine gerade Linie vor. Wenn daher, wie Willem (l. c.) und Vogt-Yung (l. c.) übereinstimmend beschreiben, das Tömösvarysche Organ bei *Lithobius* in der Tat eine runde Form besitzt, so muß man annehmen, daß es auf einer der eben beschriebenen ähnlichen Entwicklungsstufen stehen geblieben ist, während der Eingang in die Organhöhle schon nicht mehr, wie bei *Glomeris*, durch einen Längsspalt, sondern durch eine gleichfalls runde Öffnung gebildet wird. Soviel über die morphologischen Verhältnisse in diesem Stadium.

Was die nervösen Elemente anbetrifft, so ist gegen früher kaum eine wesentliche Veränderung bemerkbar. Die späteren Sinneszellen des Wulstes (Fig. 12 *AS*) haben sich etwas mehr in die Länge gestreckt, ihre Kerne sind noch weiter an die Basis gerückt, die von mir als Stoffwechselprodukte gedeuteten Körnchen sind noch nicht vorhanden. Der Zusammenhang von Organ und Gehirn ist ein außerordentlich inniger geblieben: das Protocerebrum reicht, ohne eine Differenzierung in Ganglienzellen und Nervenfasern erkennen zu

lassen, in sich ziemlich gleichbleibender Breite bis an den Sinneswulst heran, in welchen es direkt übergeht.

V. Stadium (Fig. 14 und 15).

Noch immer liegt der Embryo in seiner Eihülle; die Zahl der Beine ist dieselbe geblieben, doch ist ein neues Paar von Fußstummeln aufgetreten, so daß man jetzt im ganzen vier solcher Paare noch nicht gegliederter aber deutlich abgesetzter Extremitätenanlagen unterscheiden kann.

Was die Schläfengruben betrifft, so sind sie auf der Kopfoberfläche von den Seiten her etwas näher zur Mediane herangerückt; außerdem fallen an ihnen folgende Veränderungen ins Auge: Der, wie oben beschrieben, auf dem dritten Stadium schon angelegte Sinneswulst tritt jetzt deutlich hervor; auf einem Transversalschnitt (Fig. 14) hat er nunmehr ganz das Aussehen angenommen wie bei dem erwachsenen Tier, nur fehlen ihm noch die Körnchen. Auf einem solchen Schnitt sieht man auch, daß die beiden Lamellen der ursprünglich einheitlichen, dann — auf dem vorigen Stadium — von dem Spalt durchsetzten Hypodermiskappe bereits mit dem typischen Zahnverschluß ineinander greifen; sie sind aber beide jetzt nicht mehr gleich entwickelt, sondern die mediale überwiegt die laterale an Dicke bedeutend. Ein Blick auf die Gestalt des Organs in toto (schematisch in Fig. 15 dargestellt) gibt hierfür eine Erklärung: Die warzenförmige Erhebung tritt nicht mehr so sehr über das Niveau der Kopfoberfläche hervor, außerdem ist sie jetzt nicht, wie auf dem Stadium vier, kreisrund, sondern ihre Gestalt nähert sich der einer Bohne. Der Spalt bildet daher auch keine gerade Linie, sondern er beschreibt einen nach der Mediane zu offenen, ziemlich flachen Bogen. Mit andern Worten: das Organ geht jetzt aus der runden in die Hufeisenform über.

Dieses Stadium ist endlich noch charakteristisch für die Entstehung des Nervus Tömösvaryi. Durch das schon erwähnte ziemlich intensive Wachstum des Embryo sind die lateralen Partien des Protocerebrum genötigt sich zu strecken und haben dadurch ziemlich an Breite verloren; vor allem aber lassen sich in diesem, nunmehr das Gehirn mit dem Organ verbindenden Teil jetzt Nervenfasern erkennen: wir haben also die Anlage des Tömösvaryschen Nerven vor uns (Fig. 14 *NT*). Bei der weiteren Größenzunahme des ganzen Tieres muß sich dann diese Anlage immer mehr in die Länge ziehen, da, wie ich bereits in der Beschreibung des ersten Stadiums andeutete,

das Gehirn dem Körperwachstum nicht gleichen Schritt zu halten vermag.

Was also nach unsern bisherigen Erfahrungen für die Entstehung aller sensorischen, d. h. Sinnesorgane versorgenden Nerven gilt, das gilt auch für den Nervus Tömösvaryi: sie entwickeln sich sämtlich in der Weise, daß sich das Gehirn von der ektodermalen Sinnesanlage mit dem Gros seiner Masse zurückzieht und nur einen schmalen Verbindungsstrang zurückläßt, eben jene Nervenanlage.

VI. Stadium (Fig. 16).

Bezeichnet man die wohl stets anamorphen Diplopoden solange als Embryonen, wie sie in ihrer Eihaut verweilen, dann aber, für die Zeit nach dem Verlassen derselben, als Larven bis sie die Gestalt ihrer Eltern angenommen haben, so kann man sagen, daß die junge *Glomeris* in diesem sechsten Stadium ihre Embryonalentwicklung vollendet hat und nun ihre Anamorphose, d. h. ihre Larvenzeit beginnt. Das Tierchen, das bisher regungslos in seiner Eihülle lag, hat diese nunmehr gesprengt, und reagiert jetzt auf Berührung mit allerdings nur sehr schwachen Bewegungen, wird aber noch von der Erdkapsel umschlossen. Seine frühere, rein weiße Farbe beginnt einem Gelblichgrau zu weichen, der Darm schimmert durch das dünne Chitin hindurch, schwarz gefärbt von der zum erstenmal von außen aufgenommenen Nahrung, die ihm die Erdhülle liefern mußte. An Extremitäten sind in diesem ersten Larvenstadium vorhanden: drei vielgliedrige echte Beinpaare, und hinter diesen noch fünf Paar ungegliederter Fußstummel.

Das Tömösvarysche Organ tritt jetzt schon in Funktion, wenigstens möchte ich dies daraus schließen, daß im Sinneswulst die oben eingehend beschriebenen phaosphärenähnlichen Körnchen sich zu zeigen beginnen. Die Lage des Organs ist nunmehr dieselbe geblieben wie auf dem vorigen Stadium, seine Form hat sich insofern etwas verändert, als es jetzt nicht mehr einen flachen Bogen, sondern schon einen Halbkreis vorstellt (schematisch auf Fig. 16 abgebildet). Im Übrigen hat der Sinneswulst an Ausdehnung etwas zugenommen, der Nervus Tömösvaryi ist — entsprechend der Größenzunahme des ganzen Tieres — um ein ziemlich beträchtliches Stück länger geworden.

Die fernere Ausbildung der Schläfengruben ist auch ohne eingehende Beschreibung leicht verständlich. Auf den

Folgenden Stadien

verläßt zunächst die Larve, sobald sie 16 vollkommen entwickelte Beine aufweist, die Erdkapsel; bei jeder der mehrfachen Häutungen entstehen dann zwei neue Extremitätenpaare und ein neuer Körperring, bis endlich der geschlechtsreife Zustand erreicht ist: in diesem haben, wie bekannt, die sogenannten Segmente die Zahl 13 erlangt, und das Weibchen besitzt 17, das Männchen 19 Beinpaare.

Von wie großer Bedeutung also diese hier kurz charakterisierte Anamorphose auch für die Entwicklung der Körpergliederung sein mag: für das Tömösvarysche Organ ist sie ziemlich unwesentlich. Sein histologischer Bau ist ja bereits in den vorhergehenden Stadien, während der eigentlichen Embryonalentwicklung fast vollendet; seine Ausbildung zur definitiven äußeren Form ist höchst einfach und besteht nur darin, daß die Endpunkte des bisherigen Halbkreises einander immer näher rücken, bis das ganze Gebilde die Hufeisengestalt erreicht hat.

Allgemeiner Teil.

Homologisierung und Funktion des Organs.

1. Homologie des Tömösvaryschen Organs mit andern Organen der Articulaten.

Zunächst einige Worte über die sogenannten Kopforgane. Wie die Ventralorgane im Zusammenhang stehen mit der Bildung der Bauchganglienkette — für *Peripatus* z. B. von Kennel (85—15) beschrieben — so bezeichnet man als Kopforgane ähnliche Einstülpungen, die, grubenförmig in die Kopflappen eindringend, zur Entstehung des Gehirns beitragen. Solche Gebilde werden oftmals angegeben, so von Metschnikoff für *Euscorpius italicus* (71—22b) von Balfour für *Agelena labyrinthica* (80—1), von Heathcote für *Julus terrestris* (86-88—11) und von Patten für *Acilius* (88—25)[1].

Zograff hat nun schon vor längerer Zeit (92—37b) gerade im Hinblick auf diese übereinstimmenden Schilderungen behauptet, daß

[1] In dieser Arbeit weist Patten nach, daß bei *Acilius* ein nach außen von den Gruben gelegener Teil des Ektoderms sich verdickt und die Anlage der Augen darstellt: offenbar handelt es sich also hier um einen ähnlichen Bildungsmodus, wie ich ihn oben für die Tömösvaryschen Organe und die Augen von *Glomeris* beschreibe; den von Patten eingeführten Ausdruck »Augendlatte« (optic plate) habe ich daher auch angenommen.

die embryonalen Kopfgruben der Prototracheaten, Myriopoden, Arachniden, Insekten und Krebse Reste von Sinnesorganen sind, welche mit den Kopfsinnesorganen der Anneliden identisch und den Vorfahren der genannten Gruppen gemeinsam sind. Die Wahrscheinlichkeit dieser Hypothese wurde noch bedeutend erhöht durch die Befunde Eisigs an Capitelliden (87—6) und Kleinenbergs an Lopadorhynchen (86—16). Bei letzteren entstehen in der Nähe des Scheitelpols sogenannte Scheitelorgane, provisorische Sinnesorgane, von denen die Bildung des oberen Schlundganglions ausgeht. Die Tömösvaryschen Organe nun stellen grubenartige Gebilde vor, sie werden vom Protocerebrum aus innerviert und sind sicherlich Sinnesorgane, es lag also nahe, sie mit in den Kreis jener Homologien zu ziehen, wie es denn auch Zograff in seinen letzten beiden Arbeiten tut (99, 1900—37a, c). Die Embryologie liefert jedoch den Beweis, daß die Anlagen der Tömösvaryschen Organe neben den sogenannten Kopf- oder Hirngruben zu sehen sind (vgl. Fig. 8): die Homologisierungsversuche Zograffs dürften also nicht angängig sein.

Größere Beachtung verdient dagegen eine Idee, die Korschelt und Heider gelegentlich (92—17) äußern: Kennel (86—15) beobachtete an *Peripatus*-Embryonen zwei kleine Höcker, die zwischen den Antennen, aber etwas vor ihnen, gelegen sind; und ferner besitzen die Jugendstadien zahlreicher Krustaceen auf dem Kopfe paarige, vom Protocerebrum aus innervierte Zapfen, die sogenannten frontalen Sinnesorgane (z. B. von Claus [76—5] an den Protozoenlarven von *Penaeus* nachgewiesen). Korschelt und Heider wollen nun nicht nur diese beiden Gebilde unter sich, sondern auch mit den Schläfengruben der *Glomeris* und der übrigen Myriopoden vergleichen; alle drei Organe wären dann mit den primären Kopffühlern der Anneliden zu homologisieren.

Korschelt und Heider sprechen ihre Hypothese mit großer Vorsicht aus; sie heben ausdrücklich hervor, daß jenem Hinweis tatsächliches Material nicht zugrunde liege. Die Entwicklung des Tömösvaryschen Organs ist vielleicht geeignet, ihre Hypothese zu stützen: seine erste Anlage stellt sich, wie ich oben nachwies, dar als warzenartig — also ähnlich wie die *Peripatus*-Kopfhöcker — über die Oberfläche hervorragende Gebilde, die etwas vor den Antennen gelegen sind und — wie die frontalen Sinnesorgane der Krebse — vom Protocerebrum aus innerviert werden.

Um alle in dieser Richtung gemachten Versuche hier aufzuführen, muß ich noch Wood-Mason (79—36) kurz erwähnen, der die

Homologie der Insektenantennen mit denen der *Glomeris* anzweifelt und die Tömösvaryschen Organe mit den Antennengruben der *Blatta* vergleicht. Bei unsrer heutigen Kenntnis der Entwicklungsgeschichte der Arthropoden kann dieser Homologisierungsversuch von vornherein als irrtümlich abgewiesen werden.

2. Funktion des Tömösvaryschen Organs.

Wie aus den an die Spitze dieser Arbeit gestellten Worten hervorgeht, hat bereits der erste Entdecker der Schläfengruben versucht, ihre Funktion zu deuten; er sah in ihnen Gehörorgane, hebt jedoch später (40—4b) ausdrücklich hervor, daß er ihre »Intensität« nicht zu beurteilen vermöge.

In den siebziger Jahren fand Bode (78—2) bei *Polyxenus lagurus* De Geer auf dem Scheitel, und zwar mediad von den Augen, zwei kleine Gruben: sie stellen nach seiner Angabe becherförmige Vertiefungen mit ringwallartig erhöhtem Rand vor, aus denen eine »lange schwanke Borste ohne eine wahrnehmbare Struktur« heraussteigt. Ohne sich auf Homologisierungsversuche näher einzulassen identifiziert er diese Gebilde mit den Tölösvaryschen Organen bei *Glomeris* (sowie *Zephronia*, *Glomeridesmus* und *Polydesmus*) und vindiziert ihnen die Funktion des Geruchs.

Von den neueren Autoren schließt sich Bourne wenigstens für *Sphaerotherium* der Brandtschen Auffassung an, während Zograff auf die Hypothese Bodes zurückgreift. Vom Rath endlich ist vorsichtiger, indem er (99—27a) stets nur von einem Sinnesorgan mit unbekannter Funktion spricht, während Willem und Saint-Remy auf diese Frage überhaupt nicht näher eingehen.

a. Die Gehörstheorie.

Will man überhaupt die Frage nach der Funktion eines unbekannten Sinnesorgans auf spekulativem Wege lösen, so ist man genötigt, andre, bereits in ihrer Wirkung erkannte Organe zum Vergleich heranzuziehen. Hier kämen wohl nur die der Empfindung von Schallwellen dienenden Apparate der *Orthoptera saltatoria* in Betracht, die ja allerdings auf den ersten Blick eine gewisse Ähnlichkeit mit den Schläfengruben der Glomeriden zeigen; bei beiden wird eine Anzahl von Sinneszellen nach außen von einer Chitinmembran abgegrenzt und von einem dem Zentralnervensystem entstammenden Nerven versorgt. Bei näherer Betrachtung fallen aber doch schwer-

wiegende Unterschiede (ganz abgesehen von der Lage) ins Auge: der Nervus acusticus der Heuschrecken entspringt aus dem ersten Thoraxganglion, der Nervus Tömösvaryi der Glomeriden aus dem Gehirn; bei jenen ist ferner die Chitinmembran ein einheitliches, straff gespanntes Gebilde und scheint daher, rein theoretisch betrachtet, ganz dazu geeignet, als schallleitendes Organ zu funktionieren, bei den Schläfengruben zieht sich durch die abschließende Chitinhaut ein feingezähnelter Längsspalt, der es ihr unmöglich macht, in toto durch Lufterschütterungen in Bewegung gesetzt zu werden. Endlich dürfte auch folgendes in Betracht zu ziehen sein: man nimmt wohl jetzt allgemein an, daß Gehörorgane bei den Arthropoden vorzugsweise das gegenseitige Auffinden der Geschlechter erleichtern sollen, zumal fast ausschließlich nur die Männchen sog. Stridulationsorgane besitzen, mit denen sie Töne zu erzeugen vermögen. Nun sind allerdings von Bourne bei *Sphaerotherium* an den Kopulationsanhängen — zwischen dem 21. Beinpaar und dem After gelegen — solche Apparate beschrieben worden; für die Glomeriden aber habe ich nirgends eine ähnliche Angabe in der Literatur gefunden, und wenn auch der Bau ihrer Gonopoden die Möglichkeit, neben ihrer eigentlichen, kopulatorischen Tätigkeit, auch als Tonapparate zu dienen, nicht ausschließt, so muß doch auffallen, daß *Sphaerotherium* trotz seiner nach Bournes Schilderung ganz unscheinbaren, fast rudimentären Tömösvaryschen Organe so ausgeprägte Stridulationsapparate besitzt, während die Glomeriden bei ihren so kompliziert gebauten Schläfengruben keine ausgeprägten tonerzeugenden Organe aufweisen. Auch blieben in dieser Richtung angestellte Beobachtungen über das Verhalten der Geschlechter zueinander ohne Erfolg. Dies alles spricht meines Erachtens doch sehr gegen die Gehörsfunktion der Tömösvaryschen Organe.

b. Die Geruchstheorie.

Die Funktion des Geruchs wird jetzt ganz allgemein — ich verweise nur auf Hauser (80—9) und Kraepelin (83—18) — bei allen Arthropoden der Fühleroberfläche zugesprochen, und zwar den als Stäbchen, Stifte usw. beschriebenen Gebilden, die gerade durch die große Zartheit ihrer Chitincuticula und ihren Zusammenhang mit einem Nerven für Riechwahrnehmungen vorzüglich geeignet erscheinen, und auch experimentell als Träger dieser Sinneseindrücke nachgewiesen wurden. Auch für die Glomeriden haben vom Rath (86—27c) und Sazepin (84—29) und für *Sphaerotherium* Bourne

(l. c.) solche »Kegel und Zapfen« beschrieben. Schon dies allein spricht gegen die Geruchsfunktion der Tömösvaryschen Organe, ganz abgesehen davon, daß bei letzteren der komplizierte Abschluß der nervösen Elemente gegen die umgebende Luft einer Wahrnehmung von Gerüchen eher hinderlich als förderlich wäre. Trotzdem habe ich gerade im Hinblick auf die Arbeiten Zograffs, in dieser Richtung eine große Zahl von Versuchen mit lebenden *Glomeris marginata* angestellt. Es gelang mir nun zwar bei der großen Indolenz dieser Tiere nicht, sie durch Gerüche, die für sie angenehm sein mußten, wie modernde Buchenblätter, Humus u. ähnl. anzulocken, dagegen hatte ich Erfolg mit solchen Gerüchen, die ihnen unangenehm waren. Dem Versuchstier wurde, wenn es eine Weile herumgekrochen war und sich für eine Wegrichtung entschieden zu haben schien, ein mit der betreffenden Flüssigkeit getränkter Wattebausch in den Weg gehalten. Sobald das Tier den Geruch wahrnahm, gerieten die Antennen in krampfhafte Zuckungen und wurden dem Kopf dicht angelegt; dann schwenkte es in großem Bogen nach rechts oder nach links von seinem Wege ab. Von meinen Tabellen mögen einige hier Platz finden (die Zahlen geben den Abstand in Millimetern an, in welchem die Tiere zuerst den Geruch wahrnahmen).

		1. Tier	2. Tier	3. Tier	4. Tier	5. Tier	6. Tier	Durchschnitt
1.	Nelkenöl	15	12	18	14	13	18	15
2.	Terpentin	20	18	21	19	20	22	20
3.	Xylol	18	15	17	18	19	16	17
4.	Essigsäure	35	29	32	26	28	29	30
5.	Ammoniak	22	20	19	25	20	21	22
6.	Chloroform	68	85	70	73	80	79	75

Wie man sieht, habe ich auch solche Riechstoffe genommen (4—6), die nicht nur auf die Geruchs-, sondern auch auf die Atmungsorgane einwirken müssen.

Darauf amputierte ich zahlreichen Tieren die Antennen, eine Operation, die ganz gut überstanden wurde, sobald ich die frische Wunde mit Paraffin oder Kollodium verschloß. Eine Wiederholung der Riechversuche gab ein ganz auffallendes Resultat! Hier eine meiner Tabellen:

		2 Stunden	20 Stunden	48 Stunden	72 Stunden	100 Stunden
		nach der Amputation der Antennen				
1.	Nelkenöl	0	0	0	0	0
2.	Terpentin	0	0	0	0	0
3.	Xylol	0	0	0	0	0
4.	Essigsäure	3	5	5	4	4
5.	Ammoniak	8	7	8	7	7
6.	Chloroform	18	15	12	15	14

Die drei letzten, die auch auf die Atmungsorgane wirken, wurden, wenn auch in viel geringerer Entfernung wahrgenommen, Nelkenöl, Terpentin und Xylol dagegen nicht mehr.

Die bei diesen Versuchen vollständig intakten TÖMÖSVARYschen Organe dürften somit nicht als Geruchsorgane aufzufassen sein!

Selbstverständlich habe ich auch eingehende Beobachtungen und Versuche angestellt, um die Funktion der Schläfengruben zu erkennen; leider ohne bisher zu einem einwandfreien Resultat zu gelangen.

Mir war es aufgefallen, daß die Glomeriden zwar, wie alle Diplopoden im Gegensatz zu den Chilopoden, von großer Indolenz sind, trotzdem aber eine große Empfindlichkeit gegen die geringsten Veränderungen der Feuchtigkeit des von ihnen bewohnten Erdreichs an den Tag legen. Sollte diese Eigenschaft mit den TÖMÖSVARYschen Organen in Zusammenhang zu bringen sein?

Berlin-Charlottenburg, im Juli 1903.

Literaturverzeichnis.

1. BALFOUR, Note on the Development of the Araneina. Quart. Journ. micr. Sc. Vol. XX. 1880.
2. BODE, Polyxenus lagurus De Geer. Inaug.-Diss. Halle 1878.
3. BOURNE, On the anatomy of Sphaerotherium. Journ. Linn. Soc. London. Zoology. Vol. XIX. 1885.
4. BRANDT, a. Rapport préalable relatif aux recherches ultérieures sur l'histoire, l'anatomie et la physiologie des Glomérides. Bull. scientif. publié par l'Acad. impér. des Sc. de St. Pétersbourg. T. VI. 1839.
   Ders., b. Observations sur le genre de vie et la physiologie des espèces du genre Gloméris. Ibid. T. VIII. 1840.
5. CLAUS, Untersuchungen zur Erforschung der genealogischen Grundlage des Crustaceensystems. Wien 1876.

6. Eisig, Die Capitelliden des Golfes von Neapel. Fauna u. Flora des Golfes von Neapel. Berlin 1887.

7. Fabre, Recherches sur l'anatomie des organes reproducteurs et sur le développement des Myriopodes. Ann. Sc. Matur. 4e sér. T. III. 1855.

8. Gervais, Histoire naturelle des Insectes aptères, par Walkenaer et Gervais. T. IV. 1847.

9. Grenacher, Über die Augen einiger Myriopoden. Archiv für mikr. Anat. Bd. XVIII. 1880.

10. Hauser, Physiologische und histologische Untersuchungen über die Geruchsorgane der Insekten. Diese Zeitschr. Bd. XXXIV. 1880.

11. Heathcote, a. The early development of Julus terrestris. Quart. Journ. of micr. Sc. Vol. XXVI. 1886.

Ders., b. The postembryonic development of Julus terrestris. Phil. Transact. Roy. Soc. London. Vol. CLXXIX. 1888.

12. Hennings, a. Das Tömösvarysche Organ bei Glomeris (als vorläufige Mitteilung). Sitz.-Ber. Ges. naturforsch. Freunde Berlin. 1899. Nr. 3.

Ders., b. Das Tömösvarysche Organ der Diplopoden. Inaug.-Diss. 1900.

Ders., c. Die Mikrotomtechnik des Chitins. Zeitschr. f. wiss. Mikroskopie. Bd. XVII. 1900.

13. Heymons, a. Mitteilungen über die Segmentierung und den Körperbau der Myriopoden. Sitz.-Ber. Kgl. preuß. Akad. d. Wiss. Berlin. 1897.

Ders., b. Zur Entwicklungsgeschichte der Chilopoden. Ibid. 1898.

14. Humbert, Observations sur les glomeris. Ann. Scienc. natur. T. VII. 1867. Zool. et Palaeont.

15. Kennel, Entwicklungsgeschichte von Peripatus edwardsi u. P. torquatus. I. u. II. Teil. Arbeiten aus dem zoolog. Institut der Univ. Würzburg. VII. u. VIII. Bd. 1885 u. 1886.

16. Kleinenberg, Die Entstehung des Annelids aus der Larve des Lopadorhynchus. Diese Zeitschr. Bd. XLIV. 1886.

17. Korschelt u. Heider, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Spez. Teil. 2. Heft. 1892.

18. Kraepelin, Über die Geruchsorgane der Gliedertiere. Sep.-Druck aus dem Osterprogramm der Realschule des Johanneums Hamburg 1883.

19. Lancaster u. Bourne, The minute structure of the lateral and the central eyes of Scorpio and of Limulus. Quart. Journ. of micr. Sc. XXXII. Vol. N. S. 1883.

20. Latzel, Die Myriopoden der österr.-ungar. Monarchie. 1880—1884.

21. Leydig, Tafeln zur vergleichenden Anatomie. Tübingen 1864.

22. Metschnikoff, a. Embryologie der doppelfüßigen Myriopoden (Chilognathen). Diese Zeitschr. XXIV. Bd. 1874.

Ders., b. Embryologie des Skorpions. Ibid. XXI. Bd. 1871.

23. Newport, On the organs of reproduction and the development of the Myriopoda. Phil. Transact. Roy. Soc. London. 1841.

24. Parker, The eyes in Scorpions. Bull. Mus. Comp. Zool. Harv. Coll. Cambridge. Vol. XIII. 1887.

25. Patten, Studies on the eyes of Arthropods. I and II. Journ. of Morphol. Boston. Vol. I and II. 1888.

26. Purcell, Über den Bau der Phalangidenaugen. Diese Zeitschr. LVIII. Bd. 1894.

27. vom Rath, a. Über die Fortpflanzung der Diplopoden (Chilognathen). Ber. naturf. Ges. Freiburg i. B. V. Bd. Heft 1. 1890.
Ders., b. Zur Biologie der Diplopoden. Ibid. Heft 2. 1891.
Ders., c. Sinnesorgane der Antenne und der Unterlippe der Chilognathen. Arch. f. mikr. Anat. XXVII. Bd. 1886.
28. Saint Remy, Contribution à l'étude du cerveau chez les Arthropodes trachéates. Arch. Zool. expér. gén. 2 sér. Tome V. 1887—1890.
29. Sazepin, Über den histologischen Bau und die Verteilung der nervösen Endorgane auf den Fühlern der Myriopoden. Mém. de l'acad. imp. des sciences de St. Pétersbourg. V. Sér. T. XXXII. 1884.
30. Schulze, Über die Bezeichnung der Lage und Richtung im Tierkörper. Biolog. Centralblatt. XIII. Bd. 1893.
31. Tömösvary, Eigentümliche Sinnesorgane der Myriopoden. Math.-naturwiss. Berichte aus Ungarn. I. Bd. 1882/1883.
32. Verhoeff, a. Über Diplopoden aus Bosnien usw. V. Teil. Glomeridae und Polyzoniidae. Archiv f. Naturgesch. 64. Jahrg. I. Bd. 1898.
Ders., b. Über einige andre Diplopoden. Ibid. 65. Jahrg. I. Bd. 1899.
33. Viallanes, Études sur les centres nerveux et les organes des sens des animaux articulés. 1.–6. mém. Annal. scienc. natur. 1890—1893.
34. Vogt-Yung, Lehrbuch der praktischen vergleich. Anatomie. 1889—1894.
35. Willem, L'organe de Tömösvary chez lithobius forficatus. Ann. Soc. Roy. Malacozoolog. de Belgique. T. XXVII. 1892.
36. Wood-Mason, Morphological notes bearing on the origin of Insects. Transact. Entom. Soc. London. II. 1879.
37. Zograff, a. Sur les organes céphaliques latéraux des Glomeris. Compt. rend. 1899.
Ders., b. Note sur l'origine et les parentés des Arthropodes, principalement des Arthropodes trachéates. Verhandl. internat. Zoologen-Kongreß Moskau. 1892.
Ders., c. Die Kopforgane bei Glomeris. (Russisch.) 1900.

Erklärung der Abbildungen.

Zeichenerklärung:

Ap, Augenplatte;
AS, Anlage des Sinneswulstes;
G, Gehirn (Protocerebrum);
K, Kerne der Sinneszellen;
Ka, Hypodermiskappe;
Kg, (mediale) Kopfgruben;
Kl, kleeblattförmiges Gebilde (laterale Kopfgruben);
Ko, Körnchen im Sinneswulst;
lf, Lobus frontalis;
l, laterale } Lamelle der gespaltenen Hypodermiskappe;
m, mediale } Lamelle der gespaltenen Hypodermiskappe;
mu, Muskulatur;
no, Nervus opticus;
nS, Nervenscheide;
nT, Nervus Tömösvaryi;
ro, Rami optici;
Slp, Schläfenplatte;
Sp, Sinnesplatte;
Sz, Sinneszellen;
Tr, Trachee;
w, Sinneswulst (w_1 und w_2 seine beiden Schenkel).

Tafel V.

Fig. 1. Vergrößerung 25*. Topographie des Glomeridenkopfes.

Fig. 2. Vergr. 125. Topographie des Tömösvaryschen Organs.

Fig. 2*a*. Schematische Darstellung des Organs; zeigt die Richtung der durch dasselbe gelegten Schnitte (die Zahlen bedeuten die folgenden Figuren).

Fig. 3. Vergr. 325. Medialer Sagittalschnitt durch das ausgewachsene Organ.

Fig. 4. Vergr. 240. Erster lateraler Sagittalschnitt, halbschematisch.

Fig. 5. Vergr. 240. Zweiter lateraler Sagittalschnitt, halbschematisch.

Fig. 6. Vergr. 240. Transversalschnitt, halbschematisch.

Fig. 7. Vergr. 50, Frontalschnitt; Innervation des Auges und des Organs.

Fig. 8. Vergr. 200. Rechts, Anlage des Organs (gemeinsam mit der Augenanlage; links, die mediale Kopfgrube und das kleeblattförmige Gebilde.

Fig. 9. Vergr. 200. Mündung des kleeblattförmigen Gebildes nach außen.

Fig. 10. Vergr. 200. Teilung der Sinnesplatte in Schläfenplatte und Augenplatte.

Fig. 11. Vergr. 200. Entstehung der Organhöhle (und Anlage des Sinneswulstes).

Fig. 12. Vergr. 265. Entstehung des gezähnelten Spaltes und der Decke des Organs.

Fig. 13. Schematische Darstellung der von mir vorgenommenen Rekonstruktion des Organs (im Stadium der Fig. 12). *a*, erster und achter Schnitt; *b*, zweiter und siebenter Schnitt; *c*, dritter bis sechster Schnitt.

Fig. 14. Vergr. 200. Ausbildung des Zahnverschlusses, des Sinneswulstes und des Nervus Tömösvaryi.

Fig. 15 u. 16. Schematische Darstellungen des Organs bei seinem allmählichen Übergang aus der kreisförmigen in die hufeisenförmige Gestalt.

---

* Die Figuren wurden unter den angegebenen Vergrößerungen gezeichnet, bei der Reproduktion aber verkleinert, und zwar die Figg. 1, 3, 4, 5 auf $^1/_2$, Fig. 6 auf $^2/_3$, die übrigen auf $^3/_4$.

Untersuchungen über den Bau der Zelle.

III. Die Entstehung von Mitochondrien und Chondromiten aus eigenartigen intra- und extrazellulären »Sphären« (Idiozomen).

Von

Prof. Dr. **Emil Rohde**

aus Breslau.

Mit Tafel VI und VII und 11 Figuren im Text.

Inhalt.

I. Einleitung.

In der zweiten Abhandlung dieser Zellstudien[1] habe ich für die Spinalganglienzellen des Frosches höchst eigenartige Bildungen

[1] Rohde, Untersuchungen über den Bau der Zelle. II. Über eigenartige, aus der Zelle wandernde »Sphären« und »Centrosomen«, ihre Entstehung und ihren Zerfall. Diese Zeitschr. Bd. LXXV.

beschrieben, welche in ihrem Bau mit den Sphären der Autoren übereinstimmen, bei demselben Objekt schon von LENHOSSÉK[1] beobachtet, wenn auch nur unvollkommen erkannt, und ebenfalls als Sphären gedeutet worden sind. Diese Sphären der Spinalganglienzellen des Frosches bestehen aus einem größeren in der Einzahl oder Mehrzahl vorkommenden Zentralkorn und aus einem peripheren Abschnitt, der sich aus kleinen, meist radiär gestellten Körnchen zusammensetzt. Zentralkorn wie Radiärstrahlen liegen einer homogenen, schwer färbbaren Grundsubstanz eingebettet, welche besonders in der Umgegend des Zentralkorns als heller Hof deutlich hervortritt. Die Sphären des Frosches kommen in der Spinalganglienzelle öfter in der Einzahl und in zentraler Lage vor, wie dies für die Sphären von manchen Autoren, besonders LENHOSSÉK[1] als typisch angenommen wird, meist treten sie aber in der Ganglienzelle ganz exzentrisch, ferner sehr häufig in der Mehrzahl und an ganz verschiedenen Punkten des Zellleibes, ja selbst im Kern, schließlich sogar ganz außerhalb der Zelle als selbständige Bildungen auf. Von den Sphären der Froschganglienzelle konnte ich ferner nachweisen einerseits, daß sie sowohl in der Zelle als außerhalb derselben in kleinste Stücke zerfallen, andrerseits daß sie im Kern aus kleinsten Kügelchen neu entstehen. Da die Zerfallsprodukte der sich auflösenden Sphären und die Körnchen, aus denen die Sphären hervorgehen, etwa die gleiche Größe zeigten, so lag die Annahme nahe, daß beide identisch sind und ein vollständig geschlossener Entwicklungszyklus vorliegt in dem Sinne, daß die Sphären in dem Kern der Ganglienzelle aus kleinsten Kügelchen entstehen, dann in den Zellleib über- resp. aus demselben heraustreten und schließlich in feine Kügelchen zerfallen, welche in den Zellkern zurückwandern, um hier den Ausgangspunkt einer neuen Sphärengeneration zu bilden. Diese Befunde ließen den Gedanken aufkommen, daß wir es in den Sphären der Spinalganglien des Frosches mit Parasiten zu tun haben, und auch die Sphären der Autoren vielfach im gleichen Sinne zu deuten sind, zumal manche diesbezügliche Angaben der Autoren eine solche Annahme nicht ausschlossen.

Um zu sehen, ob diese Bildungen der Spinalganglienzellen des Frosches unter den Ganglienzellen überhaupt eine weitere Verbreitung haben, untersuchte ich die Ganglienzellen der verschiedensten Tier-

---

[1] LENHOSSÉK, Centrosom und Sphäre in den Spinalganglienzellen des Frosches. Arch. f. mikr. Anat. 1895.

klassen, der Polychäten (*Sthenelais*, *Sigalion*, *Aphrodite*), Oligochäten (*Lumbricus*), Crustaceen (*Astacus*, *Homarus*, *Penaeus*, *Palaemon*), Insekten (*Blatta*), Mollusken (*Helix*, *Limax*, *Doris*, *Tethys*, *Pleurobranchus*), allerdings von jeder Spezies nur ein oder zwei Tiere, und fand zu meiner Überraschung bei einer Meeresschnecke, nämlich bei *Tethys*, Bildungen von fast genau demselben Bau, welche ein Verhalten zeigten, das mich noch tiefer in das Wesen dieser eigenartigen Gebilde eindringen ließ, und darum doppelt interessant sind, weil sie gewisse in der Neuzeit als wichtige Zellelemente beschriebene Bildungen in einem ganz neuen Lichte erscheinen lassen, ich meine die Mitochondrien und Chondromiten der Autoren.

Benda[1] war der erste, der mit Hilfe bestimmter Färbungsmethoden nachwies, daß in den Spermatogonien und den Spermatocyten vieler Wirbeltiere und Wirbellosen neben den gewöhnlichen Zellmikrosomen färberisch von diesen sich verschieden verhaltende Körnchen vorkommen, und daß aus diesen die Spiralfaser der Säugetierspermien hervorgeht. Er nannte diese Körnchen Mitochondrien, weil sie die Neigung zeigten sich zu Fäden, oft streptokokkenartig, hinter einander zu legen. Auch für die somatischen Zellen nimmt Benda solche Mitochondrien an.

Meves[2] bestätigte die Bendaschen Mitochondrien für die Samenzellen der Wirbellosen, besonders der Mollusken und Insekten, und zeigte, daß sie auch hier eine Umhüllung des aus den Zentralkörpern hervorgehenden Mittelstückes der Samenfäden herstellen.

Heidenhain[3] wies die fadenförmigen von Meves als Chondromiten bezeichneten Bildungen, zu denen die Mitochondrien oft zusammentreten, für die Samenzellen von *Proteus* nach und zwar im

---

[1] C. Benda, a. Neuere Mitteilungen über die Histogenese der Säugethierspermatozoen. Verhandl. d. physiol. Ges. zu Berlin. Jahrg. 1896/1897. Nr. 6—13. 1897.

b. Weitere Mittheilungen über die Mitochondria. Ibidem. Jahrg. 1898/1899. Nr. 4—7. 1899.

c. Über die Spermatogenese der Vertebraten und höherer Evertebraten. Ibidem. Jahrg. 1897/1898. Nr. 14—17. 1898.

d. Über die Entstehung der Spiralfaser des Verbindungsstückes der Säugethierspermien. Verh. d. anat. Ges. zu Kiel. 1898.

[2] Friedr. Meves, Über den von La Valette St. George entdeckten Nebenkern (Mitochondrienkörper) der Samenzellen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LVI. 1900.

[3] Martin Heidenhain, Über die Zentralkapseln und Pseudochromosomen in den Samenzellen von *Proteus*, sowie über ihr Verhältnis zu den Idiozomen, Chondromiten und Archoplasmaschleifen usw. Anat. Anz. 1900.

engsten Zusammenhang mit den Sphären, welch letztere er nach dem Vorgang von Meves hier als Idiozomen bezeichnet[1].

Die Mitochondrien treten bei den Samenzellen der Wirbellosen, ehe sie die Samenfäden umhüllen, oft zu einem großen einheitlichen Körper zusammen, welcher dem Nebenkern der Autoren entspricht und von Meves Mitochondrienkörper genannt wird.

Auf die Beobachtungen von Benda, Meves und Lenhossék komme ich im dritten Teil dieser Arbeit noch ausführlicher zurück.

Wie die zweite Abhandlung dieser Zelluntersuchungen[2] wird sich auch der vorliegende Aufsatz in drei Abschnitte gliedern, nämlich erstens in einen beschreibenden, in welchem ich meine Befunde an der Hand einerseits von möglichst naturgetreuen Zeichnungen, andrerseits von Photographien, die von den verschiedensten Stadien der Sphären aufgenommen worden sind, ganz objektiv schildern werde, zweitens in einen vergleichenden, welcher besonders zeigen soll, daß die aus den Sphären hervorgehenden Kügelchen und fädigen Bildungen den Mitochondrien und Chondromiten der Autoren entsprechen, und drittens in einen zusammenfassenden und allgemeinen, in dem gleichzeitig eine Deutung der Befunde versucht werden wird.

II. Beschreibender Teil.

Bau der Sphären. Die Sphären der Ganglien von *Tethys* (vgl. Fig. 1*a*, 1*b* auf Taf. VI und *sph* in der Photographie Fig. 7*a*, 7*b* der Taf. VII) bestehen aus denselben drei Abschnitten, die wir schon bei den Sphären der Froschganglienzellen unterschieden haben, nämlich aus einem im Innern gelegenen, meist in der Einzahl vorhandenen und großen Zentralkorn, aus einem dasselbe umgebenden hellen Hof und aus einem breiten peripheren, aus radiär angeordneten Körnchen zusammengesetzten Abschnitt. Der helle, das Zentralkorn umhüllende Hof wird von einer schwerer färbbaren, homogen oder feinstgekörnt erscheinenden Substanz gebildet, welche sich ebenso wie bei den Sphären der Froschganglienzellen auch in die Peripherie der Sphäre zwischen die Radiärstrahlen fortsetzt, so daß bei den Sphären der Ganglien von *Tethys* gleich wie bei denen der Froschganglienzelle eine einheitliche Grundsubstanz vorliegt, welcher das

---

[1] Meves selbst nennt die Sphären der Samenzellen, die er für besondere Bildungen hält, in der neuesten Zeit Centrotheken.

[2] E. Rohde, Über eigenartige aus der Zelle wandernde »Sphären« und »Centrosomen« usw. l. c.

Zentralkorn wie die Radiärkörnchen der Rindenschicht eingebettet sind, wie dies besonders die Fig. 1*a* (Taf. VI) demonstriert, welche im Bau die größte Übereinstimmung mit den Froschsphären (vgl. Fig. 1*sph* und Figg. 22*a*, 22*c*, 22*d* der Taf. XVII der zweiten Abhandlung dieser Zelluntersuchungen[1]) aufweist.

Die Sphäre der Fig. 1*a* (Taf. VI) zeigt das Zentralkorn in deutlicher Teilung begriffen (ganz ähnlich wie die Froschsphäre in Fig. 22*a* der zweiten Abhandlung dieser Zelluntersuchungen[1]), während in der Sphäre der Fig. 1*b* (Taf. VI) das Zentralkorn ganz einheitlich erscheint. Ferner besteht der Unterschied zwischen den beiden Figg. 1*a* und 1*b*, daß der »Hof« um das Zentralkorn in Fig. 1*b* viel heller ist als in Fig. 1*a*. Die Grundsubstanz hat also offenbar in den verschiedenen Sphären eine sehr wechselnde Dichtigkeit resp. Färbbarkeit.

Die Radiärstrahlen der Rindenschicht setzen sich in Figg. 1*a* und 1*b* (Taf. VI) deutlich aus gleich großen Körnchen zusammen, genau wie bei den Sphären der Froschganglienzellen (vgl. Figg. 22*a*, 22*c* und 22*d* der Taf. XVII der zweiten Abhandlung dieser Zelluntersuchungen[1]). In fernerer Übereinstimmung mit den Sphären der Froschganglienzellen zeichnen sich oft die äußersten Körnchen der Rindenschicht durch größere Stärke und die Eigentümlichkeit aus, miteinander zu verbacken, so daß sie oft das Aussehen einer dicken Membran erhalten, die die Sphäre nach außen abschließt, wie dies zum Teil in der Fig. 1*a* der Fall ist (vgl. diesbez. in der zweiten Abhandlung dieser Zelluntersuchungen[1] die Figg. 22*c*, 22*d* und *sph* der Fig. 2 der Taf. XVII).

Den eben geschilderten Bau zeigen die Mehrzahl der Sphären, so auch die kleineren der Fig. 2 (Taf. VI), auf welche ich unten noch einmal zurückkomme. Von dieser Regel treten aber sehr viele Abweichungen auf. So trifft man öfters Sphären von dem in Fig. 1*d* (Taf. VI) wiedergegebenen Bau, d. h. eine verhältnismäßig nur schmale periphere Zone zeigt sich gleich dunkel und radiär gestreift wie die breite Rindenschicht in Figg. 1*a* und 1*b*, der breite Innenraum wird dagegen teils von feinen hellen, bisweilen gekörnt aussehenden, radiären Fäden, die von den grobgekörnten peripheren Strahlen bis zum Zentralkorn ziehen (wie dies besonders auf der rechten Seite der Fig. 1*d* der Fall ist), teils von etwas gröberen regellos gelagerten Körnchen ausgefüllt (wie dies auf der linken Seite der

[1] E. ROHDE, Über eigenartige aus der Zelle wandernde »Sphären« und »Centrosomen« usw. l. c.

Fig. 1*d* hervortritt). Diese groben Körnchen sieht man aber (in Fig. 1*d* besonders links oben) öfter deutlich nach außen allmählich in die Radiärkörnchen übergehen, es handelt sich bei den inneren regellosen groben Körnchen also nur um eine Auflösung der peripheren Radiärstrahlung.

Dieselbe Struktur zeigt die Sphäre *sph* in den Photographien 8*a* und 8*b* der Taf. VII.

Auch in Fig. 1*c* (Taf. VI), welche eine in Teilung begriffene Sphäre darstellt, ist die dunkle Radiärzone nur schwach und löst sich nach innen allmählich in ein heller erscheinendes, meist regelloses Körnchenwerk auf, das bis zum Zentralkorn reicht. Dagegen setzen sich in der Fig. 1*e* (Taf. VI) die dicken kurzen peripheren Radiärstrahlen nach innen überall deutlich in feine helle Fädchen fort, die am Zentralkorn inserieren, so daß die periphere Partie der Sphäre aussieht, als wenn sie aus radiär gestellten Spermatozoen ähnlichen, d. h. aus dickem Kopf und dünnem Schwanzfaden bestehenden Gebilden zusammengesetzt wäre. Doch muß ich bemerken, daß ich derartig gebaute Sphären nur seltener traf.

Die Grundsubstanz ist auch in den zuletzt beschriebenen Sphären (Figg. 1*c*, 1*d*, 1*e* der Taf. VI) stets vorhanden, doch tritt sie zwischen den Fädchen resp. Körnchen nicht so deutlich hervor, wie in dem von diesen Elementen ganz freien das Zentralkorn umgebenden »Hof« der Figg. 1*a* und 1*b*.

Was das Zentralkorn anlangt, so ist es stets scharf begrenzt und im Innern oft heller wie am Rande, wie dies die Figg. 1*a*—1*d* der Taf. VI und die Photographien Figg. 7*a*, 7*b*, 8*a*, 8*b* der Taf. VII demonstrieren.

Die **Größe** der Sphären ist, wie die Figg. 1 und 2 der Taf. VI und die Photographien Figg. 7*a*, 7*b*, 8*a* und 8*b* der Taf. VII lehren, welche die Sphären je bei derselben (sehr starken) Vergrößerung wiedergeben, eine sehr wechselnde. Aber selbst die kleineren, wie sie die Fig. 2 der Taf. VI darstellt, lassen oft schon sehr deutlich die typischen drei Abschnitte der Sphären, d. h. Zentralkorn, hellen Hof und Radiärzone, letztere in etwas wechselnder Stärke, unterscheiden. Oft fehlt das Zentralkorn, der ganze Binnenraum innerhalb der dunklen Radiärzone wird dann von einer feingranuliert erscheinenden hellen Substanz erfüllt. Strukturen, wie sie die Fig. 2*g*, *h*, *i* der Taf. VI zeigen, sind offenbar auf oberflächliche Schnitte zu beziehen.

Was das **Vorkommen** der Sphären anlangt, so treten sie genau wie die Sphären der Froschganglien sowohl intra- als extracellulär

auf, im ersteren Fall selten in der Einzahl, wie z. B. in Fig. 9 (Taf. VI), sondern meist mehrere in je einer Ganglienzelle, so in den Figg. 3 (bei *B*) und 12 der Taf. VI und in den Photographien Figg. 1, 2*a*, 2*b* der Taf. VII. In manchen Ganglienzellen fehlen sie dagegen ganz, wie wir dies auch vom Frosch wissen.

Die Ganglien der meisten Wirbellosen, so auch der Schnecken, bestehen bekanntlich aus einer im Innern gelegenen Zentralsubstanz, welche die Ganglienzellfortsätze und deren Auflösungsprodukte enthält, und aus einer die letztere einschließenden Ganglienzellschicht. Bei den Spinalganglien des Frosches, die im wesentlichen dasselbe Lageverhältnis der Ganglienzellen zu der Nervenfaserschicht wie bei den Wirbellosen zeigen, finden sich die Sphären nur in der Ganglienzellschicht, die Sphären von *Tethys* treten aber nicht nur hier, sondern auch allenthalben in der Zentralsubstanz auf, und zwar sowohl in den sehr breiten Ganglienzellfortsätzen als in der die Zwischenräume der letzteren erfüllenden eigentlichen Punktsubstanz (Leydig). Fig. 5 der Taf. VI zeigt uns die Randpartie der Zentralsubstanz eines Ganglions von *Tethys*, welche nur aus Ganglienzellfortsätzen besteht, und in diesen letzteren eine Menge sehr verschieden großer Sphären von typischem Bau, die größte von ihnen (rechts unten) ist durch ein verhältnismäßig sehr mächtiges Zentralkorn ausgezeichnet. In Fig. 4 (Taf. VI) treten die Sphären sowohl in den Ganglienzellfortsätzen wie in der eigentlichen Punktsubstanz (*ps*) auf.

Dasselbe demonstrieren die Photographien Figg. 5, 6*a*, 6*b* der Taf. VII.

Auch im Froschspinalganglion traf ich einmal eine Sphäre direkt an einem Ganglienzellfortsatz, wie dies Fig. 15 der zweiten Abhandlung dieser Zelluntersuchungen[1] demonstriert. Ich ließ es damals unentschieden, ob eine An- oder direkte Einlagerung der Sphäre vorliegt. Nach meinen neueren Befunden bei den *Tethys*-Ganglien halte ich den letzteren Fall auch bei der Froschganglienzelle für sehr wohl möglich.

Entstehung der Sphären. Bei der Froschganglienzelle haben die Sphären einen nucleären Ursprung, d. h. sie entstehen im Kern aus kleinsten Kügelchen, die anfangs noch ganz kompakt erscheinen, beim Größerwerden sich aber in helle Innenzone und dunkle Rindenschicht sondern, welch letztere sich, je mehr die Sphären heranwachsen, immer deutlicher in Körnchen differenziert, die sich schließlich radiär anordnen, während gleichzeitig das Zentralkorn zur

[1] l. c.

Unterscheidung kommt (vgl. die Fig. 21 und Figg. 4—8 der Taf. XVII der zweiten Abhandlung dieser Zellstudien[1]). Genau in derselben Weise entstehen die Sphären in den *Tethys*-Ganglien, nur mit dem Unterschiede, daß die Entwicklung nicht intranucleär, überhaupt nicht in der Zelle, sondern extracellulär erfolgt. In der Ganglienzellschicht trifft man zwischen den Ganglienzellen bei *Tethys* die verschiedensten Entwicklungsstufen der Sphären ähnlich dicht zu einem Haufen zusammengedrängt, wie sie im Kern der Froschganglienzellen auftreten. Fig. 3 (Taf. VI) zeigt uns links bei *A* einen solchen Entwicklungsherd. Die größten Sphären zeigen hier schon eine deutliche Radiärstrahlung ihrer Randzone und helle Innenschicht, je kleiner die Sphären werden, desto mehr verliert sich diese Differenzierung, dunkle Rinden- und helle Innenzone ist zwar oft noch vorhanden, die erstere erscheint aber wie homogen; die jüngsten Sphären schließlich stellen genau wie beim Frosch durchweg gleichmäßig dunkle kleinste Kügelchen dar.

Der in Fig. 3 (Taf. VI) bei *A* abgebildete Entwicklungsherd lag dicht neben einer stark von Sphären durchsetzten Ganglienzelle. Die sich vergrößernden Sphären lösen sich hier von dem Entstehungsherde los, wandern (bei *x*) nach der Ganglienzelle *B* und lagern sich dieser auf der dem Entwicklungsherde zugewendeten Seite direkt an (bei *y*), offenbar um in sie einzudringen und hier zu typisch gebauten Sphären heranzuwachsen, wie solche zu mehreren in der Ganglienzelle selbst zur Beobachtung kommen.

Haben die Sphären in den Ganglienzellen eine bestimmte Größe erreicht, so tritt ein **Zerfall** derselben ein, wie dies in Fig. 3 (Taf. VI) die Ganglienzelle *B* zeigt, die möglichst naturgetreu wiedergegeben ist. Neben den drei typisch gebauten Sphären trifft man in ihr alle möglichen Zerfallsprodukte der Sphären: das Zentralkorn wird undeutlich, die Radiärzone zerbricht in größere oder kleinere Stücke, die auf den Schnitten als Ansammlung kurzer Stäbchen erscheinen, diese lösen sich schließlich ganz voneinander und zerfallen in Körnchen. Alle diese Auflösungsprodukte, selbst die kleinsten isoliert liegenden Körnchen, haben das typische Färbungsvermögen der Sphären und stechen deshalb überall scharf im Ganglienzellleib hervor.

Dieselben Verhältnisse beobachten wir bei der Photographie Fig. 4 der Taf. VII, welche ebenfalls die Ganglienzelle *B* der Fig. 3 von Taf. VI, aber in einem andern Schnitt darstellt.

---

[1] l. c.

Die Ganglienzelle *B* der Fig. 3 (Taf. VI) erinnert ungemein an die Ganglienzellen des Frosches, die ich in Figg. 15 und 16 der zweiten Abhandlung dieser Zelluntersuchungen[1] abgebildet habe. Auch hier sind die Ganglienzellen von vielen Sphären durchsetzt, die fast genau in derselben Weise wie bei *Tethys* in kleinste Stücke resp. Kügelchen zerfallen.

Genau auf die gleiche Art, wie ich es eben für die Ganglienzelle *B* der Fig. 3 beschrieben habe, lösen sich auch die Sphären in der Zentralsubstanz der Ganglien von *Tethys* auf, und zwar sowohl in der eigentlichen Punktsubstanz als in den diese durchsetzenden Ganglienzellfortsätzen. Die auch hier außerordentlich mannigfaltigen Auflösungsformen der Sphären werden am besten durch die Fig. 4 (Taf. VI) erläutert, in welcher auf alle Details des Zerfalls genau Rücksicht genommen worden ist. Das Gleiche erläutert die Photographie Fig. 5 der Taf. VII. Nicht selten erfolgt dabei die Teilung der Sphären in einer Form, die an die Karyokinese erinnert, wie z. B. bei *x* und *y* in der Fig. 4 der Taf. VI, um so mehr, da auch hier die Stäbchen der Rindenschicht durch ihre intensive Färbung in der Zentralsubstanz des Ganglions scharf hervortreten. Bei weiter fortgeschrittener Auflösung der Sphären trifft man von denselben wieder nur noch verschieden große Häufchen von kurzen Stäbchen oder gleich dunklen Körnchen.

In vielen Fällen sind aber die Zerfallstadien der Sphären wesentlich anders gebaut, wie bisher beschrieben wurde. Dies gilt besonders von den großen Sphären. Manche Sphären nehmen nämlich in der Zentralsubstanz des Ganglions einen bedeutenden Umfang an, wie dies die Figg. 6 und 7 der Taf. VI (bei *sph*) und die Photographie Fig. 10 der Taf. VII (bei *sph'*) demonstrieren, die je eine solche Sphäre samt einem Teil der sie umgebenden Zentralsubstanz darstellen. In Fig. 6 (Taf. VI) erscheint die Sphäre noch ziemlich einheitlich, aber im Bau gegenüber dem gewöhnlichen Sphärentypus schon stark verändert. Vom Zentralkorn ist nichts mehr zu entdecken, auch die Grundsubstanz ist im Innern verloren gegangen, sie findet sich nur noch in der breiten Randzone. In der letzteren stechen zwar Körnchen deutlich hervor, diese sind aber nicht mehr radiär, sondern größtenteils scheinbar ganz regellos durcheinander gewürfelt. Links unten hat sich noch auf eine ganz kurze Strecke der normale Bau der Rindenschicht etwas deutlicher erhalten, während man auf der rechten Seite eher den Eindruck gewinnt,

[1] l. c.

als ob eine einzige Lage von groben Körnchen vorliegt, die eine vielfach sich nach innen faltende Randschicht bildet.

In Fig. 7 (Taf. VI) ist dagegen die etwa gleich große Sphäre in der eigenartigsten Weise schon größtenteils vollständig zerfallen und in Einzelkörnchen aufgelöst, die sich in der Zentralsubstanz zerstreuen, aber deutlich an vielen Stellen sich noch fädig hintereinander ordnen. Nur auf der linken Seite zeigen zwei benachbarte kleine Randstücke der Sphäre noch annähernd den charakteristischen Sphärenbau.

Noch merkwürdiger gestaltet sind die Sphären *a*, *b*, *c*, *d*, *e*, *f* der Fig. 8 (Taf. VI), welche gleichfalls der Zentralsubstanz angehören. Die Sphäre *a* sieht mehr wie eine leere, dickwandige Kapsel aus, die aber stellenweise noch deutlich ihre Zusammensetzung aus groben Körnchen erkennen läßt. Denken wir uns in der Fig. 6 (Taf. VI) die die Sphäre nach außen begrenzenden einreihig nebeneinander gelagerten groben Körnchen miteinander verbacken, so würde eine ähnliche Kapsel oder Membran entstehen, wie sie uns die Sphäre *a* der Fig. 8 (Taf. VI) zeigt. In der Sphäre Fig. 6 faltet sich die Körnerlage nach innen stellenweise ein, was schon oben bemerkt wurde. Dasselbe gilt von der Kapsel der Sphäre *a* in Fig. 8, wie rechts oben deutlich zu beobachten ist. Auch im Innern der Kapsel treten Körnchen resp. gekörnte Fädchen auf, wenn auch nur ganz vereinzelt. Das Zentralkorn fehlt in der Sphäre *a* von Fig. 8, ebenso wie in der Sphäre der Fig. 6. Auch die Grundsubstanz ist verschwunden.

Die Sphäre *b* der Fig. 8 (Taf. VI) erinnert noch an die eben beschriebene Kapsel *a*, nur ist ein starker Zerfall derselben erfolgt.

Die vier übrigen Sphären *c*, *d*, *e*, *f* der Fig. 8 ähneln dagegen mehr der Sphäre der Fig. 7, man sieht statt der Sphäre meist nur eine Menge Körnchen, welche entweder ganz regellos durcheinander liegen oder sich zu Fäden anordnen. Oft erkennt man, daß diese Fäden an ihrem Ende zu dickeren Bläschen anschwellen, wie dies z. B. die Sphäre *c* zeigt.

An verschiedenen Stellen der Zentralsubstanz sieht man in Fig. 8 schließlich kleine Körnchenpakete oder Einzelkörnchen von dem für die Sphären typischen Färbungsvermögen. Zweifellos sind diese auch aus den zerfallenden Sphären hervorgegangen.

Sphären derselben Art wie *a*—*f* von Fig. 8 der Taf. VI sehen wir in der Photographie Fig. 9 der Taf. VII bei *sph'*.

Ganz ähnliche Auflösungsbilder der großen Sphären, wie ich sie

eben für die Zentralsubstanz geschildert habe, kehren auch in den Ganglienzellen wieder. Fig. 14 (Taf. VI) zeigt uns einen Teil einer von Sphären erfüllten Ganglienzelle: die beiden größten Sphären *a* und *b* sehen wie ein Gerüstwerk von Fäden aus, die teilweise noch deutlich gekörnt und dadurch bemerkenswert sind, daß sie an ihren freien Enden oft wieder (vgl. in Fig. 8 der Taf. VI Sphäre *c* und das eben über dieselben Gesagte) zu größeren oder kleineren Bläschen anschwellen, die eine dunkle Randschicht und helle Innenschicht unterscheiden lassen. In der Sphäre *b* (Fig. 14, Taf. VI) bemerken wir rechts oben bei *x* eine größere Kugel von demselben Bau mitten zwischen dem Fädenwerk der Sphäre, sie ist offenbar eins der eben beschriebenen kolbig angeschwollenen Endbläschen der Fäden, das sich bereits abgeschnürt hat. Bei *c* sehen wir in der Fig. 14 den Rest einer Sphäre, der nur noch aus mehreren dunkelrandigen Bläschen besteht, die zum Teil durch etwas dünnere Fäden verbunden sind. Schließlich finden wir im Ganglienzellleib allenthalben eine Unmasse sehr verschieden großer Kügelchen oder Bläschen (*mt*), die alle dasselbe Färbungs- und Lichtbrechungsvermögen wie das Fäden- resp. Gerüstwerk der Sphären *a* und *b* besitzen, zum großen Teil genau wie die Endbläschen der Sphärenfäden dunkle Randschicht und helle Innenzone und erstere oft deutlich in kleinere Stücke zerfallen zeigen, zum Teil aber ganz homogen erscheinen. Diese freien Kügelchen resp. Bläschen (*mt*), welche den Ganglienzellleib erfüllen und Zerfallsprodukte der Sphären darstellen, entsprechen den **Mitochondrien** der Autoren, während die Fädenbildungen (*chm*), die in den zerfallenden Sphären (z. B. bei *a* und *b* von Fig. 14 und bei *a* und *b* in Fig. 8) auftreten, den **Chondromiten** der Autoren identisch sind, wie ich im dritten Teile dieser Arbeit darlegen werde.

Fig. 12 und 13 der Taf. VI stellen zwei andre Ganglienzellen je etwa zur Hälfte dar, in denen die sich auflösenden Sphären wieder noch in andrer Form erscheinen, als wir es eben für Fig. 14 kennen gelernt haben. In Fig. 12 zeigen auf der rechten Seite die Sphären *a* und *b* noch fast den typischen Bau, d. h. ein scharf hervortretendes Zentralkorn, teilweise (besonders in der Sphäre *b*) noch eine radiäre Anordnung der Körnchen und deutlich die Grundsubstanz zwischen den Körnchen. In der Sphäre *b* sind die äußersten Körnchen der Randzone durch bedeutendere Stärke gegenüber den inneren mehr oder weniger radiär gestellten ausgezeichnet, wie wir dies bei den ganz normalen Sphären, z. B. in Fig. 1*a* auch getroffen haben; noch stärker tritt dies in der Sphäre *a* hervor, die inneren

Körnchen erscheinen hier ganz regellos, reichen aber genau wie die radiär gestellten der Sphäre *b* bis zum Zentralkorn. Ein eigentlicher Hof kommt in den beiden Sphären *a* und *b* nicht mehr zur Ausbildung, d. h. die Grundsubstanz ist in der ganzen Ausdehnung der Sphäre gleichmäßig von Körnchen durchsetzt. Weiter ist die Auflösung der Sphäre *c* in Fig. 12 geschritten, hier sehen wir die äußersten Körnchen an einigen Stellen sich mehr oder weniger konzentrisch zu Fäden anordnen, wie wir es in erhöhtem Maße bei den Sphären *a*, *b*, *c*, *d* und *e* der Fig. 8 getroffen haben. In noch stärkerem Zerfall als Sphäre *c* befindet sich die Sphäre *d* in Fig. 12, sie zeigt stellenweise noch eine deutliche radiäre Anordnung der Körnchen und die äußersten Körnchen der Radien wieder als die stärksten, während in der Sphäre *g* eine Anzahl ebenfalls fadenbildender Körnchen an der äußeren Peripherie der Sphäre ab- und in den Zellleib übertreten. In der Sphäre *h*, welche noch weiter zerfallen ist, haben sich die Körnchen zu einer **S**-förmigen Fadenfigur vereinigt. Die groben Körnchen dieser **S**-Figur erscheinen wieder zum Teil schon deutlich bläschenförmig, d. h. mit dunklem Rand und hellem Innenraum. Dasselbe gilt übrigens auch für viele Körnchen der eben beschriebenen Sphären *a*, *b*, *c*, *d* und *g*. Sehr deutlich tritt dieses auch bei dem Sphärenrest *e* in Fig. 12 hervor, der nur noch aus mehreren etwas größeren Bläschen besteht, die mehr oder weniger eng in Zusammenhang miteinander stehen und die ursprüngliche Grundsubstanz der Sphäre noch zwischen sich unterscheiden lassen. Besonders instruktiv ist auch die Sphäre *f* in Fig. 12. Hier besteht der untere Teil noch aus kleineren teilweise radiär angeordneten Körnchen, während an der oberen Seite der Sphäre sich dicke Bläschen oder Körnchenmassen ablösen, welche genau das Aussehen der Mitochondrien (*mt*) haben, die in der Fig. 12 ebenso wie in der eben besprochenen Fig 14 den Zellleib der Ganglienzelle allenthalben erfüllen und öfter fädig hintereinander geordnet erscheinen. Bemerken will ich, daß unter den kleinen Mitochondrien sich öfter solche finden, die in der Färbung stark nachlassen und fast das Aussehen der gewöhnlichen Zellmikrosomen annehmen.

Ganz ähnlich wie in der Fig. 12 liegen die Verhältnisse der Sphären in der Fig. 13. Besonders instruktiv sind hier die Sphären *a* und *b*, da sie deutlich die Auflösung in Mitochondrien und die Lostrennung derselben von den Sphären zeigen. Die Sphären *a* und *b* weisen ferner neben den Bläschen noch deutlich die fast ganz homogene Grundsubstanz auf, welche wesentlich anders als das umgebende

Zellprotoplasma aussieht. Bei *c* (Fig. 13) sehen wir in der schon stark zerfallenen Sphäre noch deutlicher als in der Sphäre *d* der Fig. 12 eine radiäre, d. h. wieder fadenartige Anordnung der Körnchen und die Ablösung der äußersten und wieder gröbsten Körnchen resp. Bläschen von den Radien, ferner als Ausgangspunkt der Radien noch deutlich das Zentralkorn.

Sphären derselben Art, wie wir sie in den Ganglienzellen der Figg. 12—14 von Taf. VI kennen gelernt haben, zeigen uns die als Figg. 1, 2*a*, 2*b* in der Taf. VII photographierten Ganglienzellen bei schwächerer Vergrößerung. Auch hier kommen die Sphären (*sph*, *sph'*) je zu mehreren in der Ganglienzelle vor, teils lassen sie noch deutlich die drei typischen Abschnitte, d. h. Zentralkorn, hellen Hof und Rindenschicht unterscheiden, teils sind sie schon mehr oder weniger stark in der eben geschilderten Weise zerfallen, wie man besonders mit Hilfe der Lupe beobachten kann.

Eine wieder etwas andre Auflösungsform der Sphären lernen wir in den Figg. 10 und 11 der Taf. VI kennen. Hier treffen wir den Ganglienzellleib allenthalben durchsetzt von bald größeren, bald kleineren Häufchen (*mh*) ziemlich gleich grober Körnchen von dem typischen Färbungsvermögen der Sphären resp. ihrer Auflösungsprodukte, wie wir sie in den Figg. 12—14 gefunden haben. Diese Körnchenhaufen (*mh*) sind meist von einem hellen Raume umgeben, welcher gegen die Zellsubstanz scharf, oft fast wie durch eine Membran, abgesetzt scheint, infolgedessen die Körnchenhaufen doppelt scharf hervortreten. Diese Körnchenhaufen sind ebenfalls nur Zerfallprodukte von größeren Sphären. Fig. 11 enthält neben den kleinen Körnchenhaufen eine große Sphäre (*sph*) mit noch deutlichem Zentralkorn, die vollständig in Körnchen von derselben Stärke, Färbung und Lichtbrechung zerfallen ist, welche die Körnchen der kleinen Haufen charakterisiert. Die Körnchen weisen in der Sphäre (*sph*) stellenweise noch eine deutliche radiäre oder fädige Anordnung auf. Eine Sphäre derselben Art und Größe tritt in der kleinen Ganglienzelle Fig. 9 (*sph*) auf. Dieselbe zeigt noch schärfer wie in Fig. 11 das Zentralkorn und die radiäre Anordnung der Körnchen, ferner aber, was sehr wichtig ist, eine deutliche Neigung in zwei Stücke zu zerfallen. Durch weitere Teilungen gehen dann aus solchen großen Sphären die eben beschriebenen Körnchenhaufen (*mh*) hervor.

Gleiche Körnchenhaufen wie in den Zellen Fig. 10 und 11 der Taf. VI erblicken wir in der als Fig. 3 auf Taf. VII photographierten ganz oberflächlich getroffenen Ganglienzelle bei *mh*.

Ich habe im vorhergehenden betont, daß die Sphären und ihre Zerfallsprodukte außer durch stärkeres Lichtbrechungsvermögen auch durch eine besondere Färbbarkeit gegenüber dem gewöhnlichen Zellprotoplasma charakterisiert sind und deshalb gegen das letztere überall außerordentlich scharf abstechen. Am deutlichsten treten sie auf den mit Jodgrünfuchsin behandelten, in Glyzerin liegenden Schnitten hervor, die sehr stark verblaßt sind. Hier erscheinen die Kerne der Ganglienzelle helllila, der Ganglienzellleib mattrosa, die Sphären dagegen in einer intensiven blaurötlichen Färbung. Doch zeigen die Sphären in den verschiedenen Stadien des Zerfalls bisweilen eine etwas wechselnde Nuance dieses Farbentons. Die freien, d. h. intercellulären Sphären (Figg. 1 und 2, Taf. VI) und die in der Entwicklung begriffenen (Fig. 3 der Taf. VI bei *A*) zeigen ebenso wie die durch einfachen Zerfall der Rindenschicht in kleine Körnchen sich auflösenden meist kleineren Sphären, wie sie die Ganglienzelle *B* der Fig. 3 (Taf. VI) und die Zentralsubstanz der Fig. 4 (Taf. VI) enthalten, alle den gleichen mehr ins bläuliche gehenden Farbenton, dagegen nehmen die größeren bei ihrem Zerfall sich stark verändernden Sphären, d. h. besonders die in Mitochondrien *mt* (die Sphären *a—g* in den Figg. 12—14 der Taf. VI) oder in Körnchenhaufen *mh* (Figg. 10 und 11 der Taf. VI) sich auflösenden Sphären öfter eine mehr rötliche Nuance und die größeren Mitochondrien wieder nicht selten einen etwas andern Farbenton an als die kleineren, doch stets so, daß diese verschieden gefärbten Zerfallsprodukte der Sphären durch alle Zwischenglieder miteinander verbunden sind.

Nach Behandlung mit Hämatoxylin (Delafield) bleiben die Sphären und alle ihre Zerfallprodukte fast ungefärbt (vgl. die Photographie Fig. 3 auf Taf. VII) und erscheinen in einem etwa gelblichgrünen Tone, während der Ganglienzellkern einen dunkelblauen und der Zellleib einen lila Farbenton annimmt, und zwar zeigen intra- wie extracelluläre Sphären und von letzteren sowohl die intercellulären wie die in der Zentralsubstanz auftretenden Sphären resp. ihre Zerfallprodukte stets fast denselben gelblichen Ton. Auch auf den Hämatoxylinschnitten sondern sich also die Sphären samt den aus ihnen hervorgehenden Mitochondrien resp. Chondromiten scharf vom Ganglienzellprotoplasma, lassen aber die feinen Details ihres Baues nicht so deutlich erkennen wie bei den Jodgrün-Fuchsinschnitten. Übrigens nehmen auch bei den Hämatoxylinpräparaten die Mitochondrien, je größer sie werden, einen mehr blaßgelben Farbenton an, ebenso verliert sich auch bei den Körnchenhaufen *mh* bisweilen der

intensiv grünlichgelbe Ton, der sie in der Regel auszeichnet, und zwar scheinbar um so mehr, je kleiner die Häufchen werden. Es treten also offenbar bei den Mitochondrien nach ihrer Ablösung von den Sphären chemische oder vielleicht auch physikalische Veränderungen ein.

Bemerken will ich zum Schluß noch, daß bei den Sphären von *Tethys*, besonders den extracellulären, genau wie bei den Sphären der Froschspinalganglien Zweiteilungen vorkommen, durch welche eine Vermehrung der Sphären, nicht aber ein Zerfall der Sphären eingeleitet wird, wie dies die Fig. 1*c* der Taf. VI erläutert, welche große Übereinstimmung mit manchen Sphärenbildern der Figg. 16—18 der Taf. XVII der zweiten Abhhandlung dieser Zelluntersuchungen[1] zeigt.

III. Vergleichender Teil: Die bei Tethys aus den zerfallenden Sphären hervorgehenden Kügelchen und fädigen Bildungen entsprechen den Mitochondrien und Chondromiten der Autoren.

Die eben im zweiten Teil beschriebenen Sphären von *Tethys* sind zweifelsohne denen der Spinalganglien des Frosches an die Seite zu stellen. Beide bestehen (vgl. Figg. 1 und 2 der Taf. VI und in der zweiten Abhandlung dieser Zelluntersuchungen[1] die Figg. 22*a*—22*d* der Taf. XVII) aus einem Zentralkorn, aus radiär angeordneten peripheren Körnchen und aus einer homogenen Grundsubstanz, welche besonders in der nächsten Umgebung des Zentralkorns als heller Hof zur deutlichen Beobachtung kommt, beide kommen extra- und intracellulär vor, beide zerfallen in kleine scheinbar strukturlose Kügelchen und gehen aus solchen wieder hervor und zwar mit genau denselben Strukturveränderungen, beide stechen durch Färbung als besondere Elemente dem Zellleib und Zellkern gegenüber hervor usw.

Von den Sphären des Frosches habe ich in der zweiten Abhandlung dieser Untersuchungen[1] ausführlich gezeigt, daß sie vielen Sphären der Autoren durchaus gleich gebaut sind und zweifelsohne auch diesen identisch sind. Also sind auch die Sphären von *Tethys* den Sphären vieler Autoren gleich zu setzen.

In diesem dritten Teile meiner Arbeit will ich nachzuweisen versuchen, daß die von mir im zweiten Teil beschriebenen, in den Ganglienzellen von *Tethys* auftretenden eigenartig gefärbten Kügelchen,

[1] l. c.

welche aus den zerfallenden Sphären hervorgehen, den **Mitochondrien** der Autoren, resp. die fädigen Strukturen, welche die zerfallenden Sphären oft annehmen, den **Chondromiten** der Autoren entsprechen.

Nach dieser Richtung ist besonders interessant die Arbeit von HEIDENHAIN[1], mit der ich mich bereits in der zweiten Abhandlung dieser Zelluntersuchungen[2] beschäftigt habe. HEIDENHAIN gibt in dieser Arbeit mit einer dankenswerten Genauigkeit alle Einzelheiten der Mitochondrien, resp. Chondromiten an. Seine Beobachtungen beziehen sich auf die Samenzellen von *Proteus*. Hier kommen nach HEIDENHAIN typische, mit Zentralkorn versehene große Sphären vor, welche an ihrer Oberfläche von einem stark färbbaren Fadenwerk umhüllt werden, das HEIDENHAIN infolge seiner Beziehungen zu den Sphären als Zentralkapsel bezeichnet. Ähnliche Fäden, wie sie die Kapsel bilden, fand HEIDENHAIN oft in weiterer Entfernung von den Sphären, meist regellos durcheinander liegend, oft aber noch in einer Anordnung, die auf ihre Zusammengehörigkeit mit den Sphären hindeutete. Infolge ihres chromosomenähnlichen Aussehens nennt sie HEIDENHAIN Pseudochromosomen. Ich gebe einen großen Teil der einschlägigen Figuren HEIDENHAINS diesmal als Textfig. *A—D* wieder. Die Beschreibung, welche HEIDENHAIN in seinen Zentralkapseln und Pseudochromosomen gibt, deckt sich teilweise fast vollkommen mit den Strukturen, welche die zerfallenden Sphären von *Tethys* in vielen Fällen annehmen. Er sagt S. 518: »Ich betrachte als spätere Zustände die übergroße Mehrzahl der in meinen Präparaten vorhandenen Spermatocyten, deren Plasma sich bei der Eisen-Hämatoxylinfärbung mehr oder weniger extrahieren läßt, bei denen aber zwei Klassen von Körpern in völlig geschwärztem Zustande zurückbleiben, nämlich I. chromosoma- oder schleifenartige Fäden (Fig. 3 *B*)[3], welche, wie der erste Blick lehrt, im Protoplasma, außerhalb des Territoriums der Sphäre liegen; II. kern- oder spiremartige Körper (Fig. 1, 2, 3 *A*)[4] von sehr verschiedener Bildung, welche, je einer in einer Zelle, — anscheinend — auf dem Territorium der Sphäre gelegen sind, bezw. diese einschließen (Fig. 1 *A*[5], der fragliche Körper im optischen Durchschnitt). Die ad I. genannten Bildungen

---

[1] M. HEIDENHAIN, Über die Zentralkapseln und Pseudochromosomen usw. Anat. Anz. 1900.

[2] l. c.

[3] = meiner Textfigur *D*.

[4] = meinen Textfiguren *A*, *B*, *C*.

[5] = meiner Textfigur *A 1*.

können füglich, wenn man per exclusionem schließt, nichts andres sein als die »Chondromiten« von BENDA-MEVES, welche aus einer

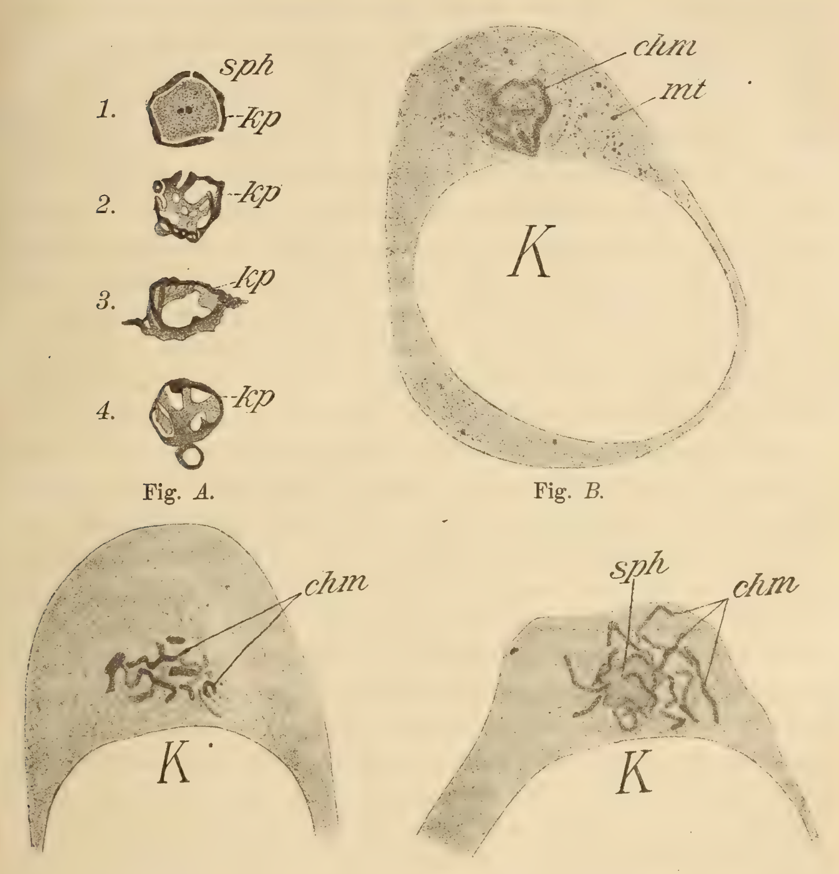


Fig. *A*. Fig. *B*.

Fig. *C*. Fig. *D*.

Fig. *A—D* aus M HEIDENHAIN, Über die Zentralkapsel und Pseudochromosomen in den Samenzellen von *Proteus*, sowie über ihr Verhältnis zu den Idiozomen, Chondromiten und Archoplasmaschleifen usw. Anat. Anzeiger 1900.

Fig. *A 1—4*. Zentralkapseln aus den Samenzellen von *Proteus*; die Sphäre *sph* ist bei Fig. *A 1* erhalten, bei Fig. *A 2 4* verloren gegangen. Vergr. 2500.

Fig. *B*. Samenzelle von *Proteus*. Die Zentralkapsel befindet sich in dem Zustand, in welchem ihre Zusammensetzung aus einzelnen schleifenartigen Fäden (Pseudochromosomen oder Chondromiten erkennbar wird. Vergr. 2500.

Fig. *C* und *D*. Zwei Samenzellen von *Proteus*. In Fig. *C* steht an Stelle des Idiozoms ein spiremartiger Körper, welcher aus der Einfaltung einer fädigen Kapsel hervorgegangen ist. In Fig. *D* sieht man die Pseudochromosomen des Zellplasmas rings um das Idiozom herum liegen.

linearen Zusammenreihung der Mitochondrien (spezifischen Cytomikrosomen) hervorgehen. Sie stimmen mindestens teilweise überein mit den von HERMANN sogenannten »Archoplasmaschleifen«, und bei

meinem Objekte sehen sie in den typischen Fällen derartig chromosomenähnlich aus, daß ich sie einstweilen — nur für den Gebrauch dieses Artikels — mit dem Namen Pseudochromosomen belegen will; was für eine Bezeichnung in Zukunft gebraucht werden kann, das wird sich wohl erst nach weiteren Untersuchungen und nach einer völligen Identifizierung aller in Frage kommenden Bildungen herausstellen. Die ad II genannten kern- oder spiremartigen Körper gehen, wie ich glaube, ebenfalls aus der Aneinanderreihung der Mitochondrien hervor. In den einfachsten Zuständen sehen sie aus wie eine tiefschwarz gefärbte, durchlöcherte Kapsel (Fig. 1)[1], und diese schließt dann das Idiozom in sich ein (sofern das letztere überhaupt wahrnehmbar ist). Diese Gebilde sind wesentlich das gleiche wie die von BALLOWITZ aus den Zellen des DESCEMETschen Epithels beschriebenen Faserkörbe«. S. 519: »Zur weiteren Charakteristik muß ich sogleich erwähnen, daß jene schleifen- oder fadenartigen Bildungen — Pseudochromosomen — bei weitem nicht in allen Spermatocyten vorkommen, daß dagegen die kapsel-, kern- oder spiremartigen Körper überall vorhanden sind (bei den Zellen des nämlichen Entwicklungsstadiums). Beiderlei Gebilde halten die Hämatoxylin-Eisenfarbe enorm fest, und bei energischer Extraktion derselben gibt der Kern sie bei weitem früher ab. Nach dieser vorläufigen Orientierung gehen wir zunächst auf die im Umfang oder an der Stelle der Sphäre gelegenen zentralen kernartigen Körper näher ein. Das morphologische Wesen dieser Körper wird am leichtesten aufgefaßt und erkannt in den Fällen, in denen es sich um kugelrunde oder ovoide, gefensterte Kapseln — Zentralkapseln — handelt.« S. 519: »Diese Kapseln sind nun in meinen Präparaten häufig überfärbt, total schwarz, und gestatten keinen Einblick ins Innere. Ist der Ausziehungsgrad günstig, so treten die Fenster hervor. Diese sind im Gegensatz zu den Faserkörben (Centrophormien) der DESCEMETschen Epithelzellen gewöhnlich klein, daher der Eindruck einer Hülse, einer Schale, einer Kapsel in den meisten Fällen der vorherrschende ist. In vielen Fällen nehmen sich die Öffnungen der Kapsel wegen ihrer Kleinheit, selbst bei 1000facher Vergrößerung, nur so aus wie feine Poren, so daß man, weil nur sehr wenig Licht durch das Gebilde hindurchdringen kann, den Inhalt der Kapsel nicht zu erkennen vermag. Die von mir gegebenen Abbildungen (Fig. 1)[1] zeigen schon Fälle, wo die Fenster relativ groß sind. Die zwischen den Fenstern gelegenen

---

[1] = meiner Textfigur *A*.

Züge der Kapselsubstanz sehen daher hier schon mehr aus wie anastomosierende, flache Bänder. In Fig. 1 *B*[1] sieht man eine Kapsel, deren obere Hälfte weggeschnitten ist: bei Fig. 1 *C*[2] ist sowohl oben wie unten ein Stück fortgeschnitten, in Fig. 1 *D*[3] wiederum nur ein Stück der oberen Hälfte. Diese Fälle führen zu andern hinüber, bei denen die Kapselwand mehr wie ein Gitterwerk aussieht (Faserkörbe, Centrophormien von Ballowitz), wobei die Balken des Gitters wie rundliche Fäden erscheinen. In den extremen Fällen sieht es so aus, als seien diese Fäden in geschwungenen, schleifenartigen Linien über die Oberfläche eines kugelartigen Körpers hinweggebogen, nur daß man eigentümlicherweise in den meisten Fällen das jedenfalls ab origine in der Kapsel eingeschlossene Idiozom nicht mehr gewahren kann. Zwei Zellen, die sich derartig verhalten, habe ich in Fig. 2[4] abgebildet. Dazu muß ich jedoch bemerken, daß die schleifen- oder chromosomaartigen Bildungen, die man dort sieht, nur scheinbar völlig voneinander isoliert sind, daß sie vielmehr unter sich zusammenhängen. In der Zelle rechts konnten diese Brücken zwischen den einzelnen Fäden recht gut wahrgenommen werden. Soviel sieht man jedoch sofort, daß hier die Fäden der Zentralkapsel individualisierte Gebilde sind, und die Analogie mit den Pseudochromosomen, welche in manchen Fällen direkt neben der Zentralkapsel gelegen sind, springt sogleich ins Auge. Da diese Zentralkapseln ganz genau die Lage und auch beiläufig etwa die Größe gewöhnlicher Sphären haben, wie man sie sonst bei Geschlechtszellen, Leukocyten und Bindegewebszellen findet, so wird jetzt zunächst das Verhältnis zwischen Sphäre (Idiozom) und Zentralkapsel genauer zu bestimmen sein. Im ersten Augenblick nach der Auffindung der Dinge (Anno 1894) glaube ich, daß die Kapsel eine Differentiation innerhalb der Van Benedenschen Körnerlage sei; denn es sah mir so aus, als setze sich die Kapsel aus einzelnen Körnern zusammen. Indessen habe ich mich später überzeugt, daß die Kapseln mit der Sphäre (Idiozom) direkt nichts zu tun haben. Vielmehr steckt die Sphäre in der Kapsel drinnen (Fig. 1 *A*)[5]. Ich habe unter anderm Fälle gesehen, wo die Sphäre bedeutend kleiner war als die Kapsel, ganz lose in ihr lag und selbst wiederum einen dunklen Randkontur zeigte, der meiner

---

[1] = meiner Textfigur *A2*.

[2] = meiner Textfigur *A3*.

[3] = meiner Textfigur *A4*.

[4] Die eine von ihnen ist als Textfigur *B* abgebildet.

[5] = meiner Textfigur *A1*.

Auffassung nach das Analogon des Van Benedenschen Stratums ist. Daß die Sphäre etwas andres ist, als die Kapsel, geht auch schon daraus hervor, daß in den Fällen, in denen die Kapsel sich zu Spitzen auszieht oder knospenartige Buckel treibt, die Sphäre diese Umgestaltung der Form nicht mitzumachen braucht, vielmehr ihre rundliche Form beibehalten kann; gleichwohl sehe ich sie in andern Fällen der Deformation der Kapsel folgen. Daß die Sphäre (Idiozom) nur in seltenen Fällen innerhalb der Kapsel zu finden war, wurde schon erwähnt. Meist erschien die Kapsel ganz leer oder enthielt nur einige undeutliche Körnchen, die ich für meinen Teil nicht mit Sicherheit als Zentralkörper zu identifizieren vermag. Auch Ballowitz fand innerhalb seiner Faserkörbe schlechterdings nichts von der Sphäre, glaubt hingegen die Zentralkörper überall gefunden zu haben. Bei meinem Objekt sah die Sphärensubstanz, wenn vorhanden, eigenartig grau aus (nach Eisen-Hämatoxylinfärbung), dabei klar und homogen, und füllte in den gewöhnlich vorkommenden Fällen die Kapsel aus, so daß man, wenn nur solche Bilder vorgelegen hätten, darüber im Zweifel hätte bleiben müssen, ob die Kapsel ein Teil der Sphäre ist oder nicht. War die Sphäre vorhanden, so war auch das Mikrozentrum meist ganz deutlich. Ich glaube also, daß die Kapsel eine konzentrische Differentiation des Zellenprotoplasmas ist; nach Bildern wie sie in Fig. 2[1] vorliegen, muß man annehmen, daß in ihre Bildung eine Reihe von Chondromiten oder Pseudochromosomen eingegangen sind. Dabei muß ich es dahingestellt sein lassen, ob die Chondromiten das erste waren und in die Kapsel sich verwandeln, oder ob es die Kapsel ist, welche gelegentlich sich in die Chondromiten zerlegt. Die wahre historische Reihenfolge vermag ich, wie oben schon zugegeben wurde, nicht mit Bestimmtheit herzustellen. Die bisher betrachteten, durchaus regelmäßigen, kugeligen oder ovoiden Formen der Zentralkapseln finden sich in meinen Präparaten im ganzen selten; es herrschen die unregelmäßigen Formen vor, wenngleich viele nur wenig von der rundlich begrenzten Gestalt abweichen. In den einfachsten Fällen sieht die Oberfläche der Kapsel wie höckrig aus, der Kontur der Kapsel gewinnt ein knittriges Ansehen. Längere, spitzig zulaufende Ausziehungen sind seltener (Fig. 1 *C*)[2]. Dagegen sind ungemein häufig alle möglichen Formen von finger-, röhren- oder knospenartigen Hervortreibungen. Da diese Dinge schwierig zu zeichnen sind, so habe ich einstweilen nur eine Kapsel

[1] = meiner Textfigur *B*.

[2] = meiner Textfigur *A 3*.

abgebildet, die eine einzelne regelmäßige, knospenartige Exkreszenz trägt (Fig. 1 *D*)[1]. Die Knospen scheinen unter Umständen sich abschnüren zu können; man sieht sie dann wie kleine Ringe oder Bläschen neben der Zentralkapsel liegen. Die hierzu gehörigen Übergangszustände sind in feingestielten Knöspchen gegeben. Ehe wir nun fortfahren, die wahrhaft proteusartigen Umwandlungen der Zentralkapsel weiter zu verfolgen, möchte ich die Frage aufwerfen, ob die Kapseln vollständige, allseitig geschlossene Membranen, wahre Kapseln im eigentlichen Sinne des Wortes sind, in welchem Falle dann die »Fenster« durch ein feinstes Häutchen geschlossen sein müßten, oder ob die Kapselwand, wie bisher angenommen wurde, nach Analogie eines Maschenwerkes gebaut ist. Wenn nur solche Fälle vorkämen, wie die in Fig. 2[2] gezeichneten, so würde man diese Frage gar nicht aufwerfen. Die chromosomaartigen Fäden erscheinen dermaßen individualisiert, daß das Vorhandensein einer membranartigen Verbindung der fadigen Teile eigentlich gar nicht vermutet werden kann. Wenn derartige Kapseln Protuberanzen treiben, so nehmen sich diese lediglich aus wie ösen- oder schleifenartig hervortretende Windungen jener Pseudochromosomen. Ganz anders liegt die Sache bei den in Fig. 1[3] abgebildeten Kapseln und bei jenen so überaus häufigen Extremen der Reihe, wo die Kapselwand nur feine, porenartige Öffnungen zeigt. Hier kann ich, wenn ich alle Voreingenommenheit beiseite lasse, nur sagen, daß die färberischen Erscheinungen auf einen membranösen Verschluß der Fenster deuten. Oder es ist vielleicht besser, nicht von eigentlichen Membranen zu reden, sondern zu sagen, daß anscheinend in der Ebene der Fenster eine ein wenig stärker färbbare plasmatische Materie gelegen sei. Sind die Kapseln total überfärbt, so treten die Fenster überhaupt nicht hervor; wird stärker extrahiert, so hat man den Eindruck einer allmählichen Aufhellung der Fenster, welche zuerst stark dunkelgrau, später heller erscheinen. Treiben solche Kapseln knospen- oder fingerartige Fortsätze, so hat man den Eindruck von wirklichen Bläschen oder feinsten Röhrchen, welch letztere etwa an einen Handschuhfinger erinnern. Man hat also gerade nicht jenen ösen- oder schleifenartigen Charakter der Protuberanzen, welcher bei den Gitterkapseln von der Art der Fig. 2 oftmals so deutlich hervortritt.« S. 523—524: »Die Metamorphose der Kapseln und Faserkörbe

---

[1] = meiner Textfigur *A 4*.
[2] = meiner Textfigur *B*.
[3] = meiner Textfigur *A*.

bestehen nicht nur darin, daß sich an ihnen Exkreszenzen herausbilden (in Form von Knospen, fingerartigen Fortsätzen usw.), sondern die Kapselwand wird auch ungemein häufig nach einwärts eingefaltet. Die Formen, die hier zutage treten, sind im übrigen ungemein wechselnd. Ein besonderes Interesse beanspruchen jedoch die Fälle, in welchen die Bälkchen der Kapselwand mehr fadenartig sind und den Chondromiten oder Pseudochromosomen gleichen. Tritt hier das Phänomen der Einfaltung der Wand ein, so werden die Fädchen des Gitterwerks in der Richtung nach einwärts scharfwinklig eingeknickt. Hierdurch kommt es zu einer Beschränkung jenes Raumes, in welchem sonst das Idiozom liegt; in den extremen Fällen verschwindet der Binnenraum der Kapsel, welcher nun von Bestandteilen der Kapselwand, bezw. den Fädchen des Faserkorbes durchzogen wird. Hieraus ergeben sich Bilder, die Kerngerüsten oder Spiremen gleichen.« S. 524: »Das vorläufige Resultat wäre also, daß die als Chondromiten angesprochenen Fäden der Kapselwand, — Pseudochromosomen meiner Ausdrucksweise, nunmehr einen Körper bilden, der an Stelle der Sphäre steht, und sich kern- oder spiremartig ausnimmt. Wo das Idiozom samt seinen Zentralkörpern dabei hinkommt, das kann ich einstweilen nicht sagen.«

Von dieser Beschreibung Heidenhains interessieren uns besonders folgende Angaben. Heidenhain bemerkt, daß die Chondromiten im einfachsten Falle wie eine Kapsel die Sphäre umhüllen, diese letztere aber in der Mehrzahl der Fälle im Innern der Kapsel ganz fehlt. Kapselbildungen fast genau derselben Art, wie sie die Heidenhainschen Figuren zeigen (vgl. Textfig. *A*), haben wir oben bei den Sphären von *Tethys* kennen gelernt, z. B. in der Fig. 8 (Taf. VI) bei *a*. Die Fäden der Kapsel sind hier aus den Körnchen der Rindenschicht der Sphäre durch Verklebung hervorgegangen, wie ich oben ausgeführt habe. Auch Heidenhain betont, daß seine Kapseln, resp. ihre Fasern oft den Eindruck machten, als wenn sie sich aus Körnern zusammensetzten. Sieht man sich seine Figuren genauer an, so erkennt man in der Zentralkapsel hellere und dunklere Stellen, welche deutlich auf ihre Zusammensetzung aus Körnern hinweisen. Auch die Angabe Heidenhains, daß die Kapseln entweder ganz leer erschienen oder nur einige wenige Körnchen enthielten, trifft für die Sphären von *Tethys* zu (vgl. z. B. *a* in Fig. 8). In der zweiten Abhandlung dieser Zellstudien[1] sprach ich diesbezüglich die Vermutung

[1] l. c.

aus, daß in diesen Fällen die Sphäre, die ich für einen Parasiten hielt, einfach aus der Zelle ausgewandert sei und nur ihre Hülle, d. h. die Zentralkapsel, welche ich mit HEIDENHAIN als ein Produkt des Zellprotoplasmas ansah, zurückgelassen habe. Nach den Erfahrungen bei den Sphären des *Tethys* bin ich zu der Erkenntnis gekommen, daß diese Erklärung nicht das Richtige trifft, daß nicht eine Auswanderung der Sphäre, sondern eine vollständige Veränderung der Sphäre hier vorliegt, welche zu kapselartigen Bildungen mit zentralem Hohlraum von der Art, wie sie z. B. Fig. 8 (Taf. VI) bei *a* zeigt, führen kann.

Nach HEIDENHAIN erscheint ferner die Kapsel oft in komplizierterer Form, welche dadurch entsteht, daß die Kapsel sich einfaltet, bisweilen in dem Maße, daß der Binnenraum der Kapsel ganz verschwindet und nur von den Bestandteilen der Kapselwand bezw. den Fäden des Faserkorbes durchsetzt wird. Die sich daraus ergebenden Bilder gleichen nach HEIDENHAIN oft Kerngerüsten oder Spiremen. In der Figur, die er als Beleg anführt (vgl. meine Textfig. *C*), erinnert die Sphäre stark an diejenigen bei *a* und *b* in meiner Fig. 14 (Taf. VI). Was die Kernähnlichkeit anlangt, so trifft dies bei *Tethys* besonders für die Sphären der Zentralsubstanz zu (Figg. 4, 6—8, Taf. VI), welche ich anfangs direkt für Kernbildungen hielt, zumal auch die Teilungsbilder der Sphären hier oft an die Karyokinese erinnern (vgl. Fig. 4 der Taf. VI bei *x* und *y*), wie ich oben ausgeführt habe.

Drittens gibt HEIDENHAIN an, daß die Fenster seiner Kapsel resp. die Zwischenräume des Faserkorbes wie von einer Membran überzogen aussehen, und nimmt an, daß sie in der Ebene der Fenster von einer plasmatischen Materie erfüllt sind. Das Analogon dieser Zwischenmasse finden wir bei den Sphären von *Tethys* in der homogen oder feinstgekörnt aussehenden Grundsubstanz, welche die Zwischenräume des Faser- resp. Körnchenwerks erfüllt, wie dies z. B. die Sphären *a* und *b* der Fig. 14 (Taf. VI) deutlich zeigen.

HEIDENHAIN beschreibt viertens bläschenförmige Knospenbildungen, die oft am Ende der Chondromiten der Zentralkapsel resp. des Faserkorbes entstehen und sich ablösen. Genau solche bläschenförmige Endanschwellungen, die sich später lostrennen, haben wir auch bei den Chondromiten der Sphären von *Tethys* kennen gelernt, so z. B. in der Sphäre *b* von Fig. 14 (Taf. VI), besonders bei *x*.

Fünftens ist von Bedeutung, daß HEIDENHAIN betont, statt des Fädenwerks öfter nur einen Körnerhaufen gefunden und von den

Kapseln und Sphären dann nichts mehr gesehen zu haben. Auch die sich auflösenden Sphären von *Tethys* erscheinen oft nur noch als Körnchenhaufen, wie wir wissen und die Figg. 4, 6, 7, 8, 10—14 der Taf. VI zeigen.

Sechstens hebt HEIDENHAIN die proteusähnliche Mannigfaltigkeit im Bau der Zentralkapsel und die große Schwierigkeit auch nur annähernd die komplizierte Struktur der Kapsel wiederzugeben hervor. Auch dies trifft für die Sphären von *Tethys* zu. Die sich auflösenden Sphären erscheinen hier in den eigenartigsten Formen, und es gehört meist in das Bereich der Unmöglichkeit sie ganz getreu abzubilden.

Über die Pseudochromosomen läßt sich HEIDENHAIN folgendermaßen aus. S. 525—526: »Ich komme nun zu der Beschreibung jener Pseudochromosomen, welche bei eben diesen Zellen mit Zentralkapseln hin und wieder, aber durchaus nicht immer im Zellprotoplasma zu finden sind. Das Protoplasma entfärbt sich bei solchen Zellen im allgemeinen leicht und erscheint nur mehr oder weniger feinkörnig, während in den anfänglichen Zuständen, von denen die Beschreibung ausging (Zellen ohne Zentralkapseln), das Protoplasma eine ungeheure Menge sich intensiv schwärzender Körnchen enthielt. Daß aus diesen Mikrosomen durch Aneinanderreihung Fäden, Chondromiten oder hier: Pseudochromosomen entstehen, entnehme ich den Arbeiten von BENDA, MEVES und METZNER; aber bei meinem Objekte ist es, wie der bloße Augenschein lehrt, ganz sicher, daß nicht alle, sondern nur relativ wenige dieser Körperchen sich als Fadenbildner bewähren. Würden alle ursprünglich vorhandenen Mikrosomen zur Fadenbildung verbraucht, dann müßte es in der Tat in meinen Präparaten von solchen Fäden wimmeln. Indessen sind es nur wenige Zellen, welche schöne Pseudochromosomen (Chondromiten) zeigen. Es bliebe noch die Annahme übrig, daß ich bei der Extraktion der Eisen-Hämatoxylinfarbe recht viele dieser Gebilde total entfärbt hätte, so daß von ihnen nichts mehr zu sehen ist. Wenn dem so wäre, so würde ich in technischer Hinsicht vor einem Rätsel stehen. Denn die Chondromiten, die überhaupt gefärbt wurden, präsentieren sich intensiv schwarz und zeigen nicht die geringste Andeutung einer zu weit getriebenen Extraktion. Ja, infolge der beinahe überstarken Färbung sind die in den Fäden enthaltenen Mikrosomen alle zusammen miteinander verbacken, und es verhalten sich erstere somit wie intensiv gefärbte Chromosomen, bei denen die

granuläre Zusammensetzung durch Verklumpung unsichtbar geworden ist« (Fig. 3 *B*)[1]. S. 526—527: »Die Fig. 3 *B*[1] zeigt ein sehr schönes Beispiel der Pseudochromosomen; hier liegen sie in der Nähe des Idiozoms, dessen dunkler Kontur durch die Gegenwart der Zentralkapsel erzeugt wird. In andern Fällen breiten sich die Fäden durch den ganzen Protoplasmahügel hin aus. Auch kommen sie häufig mit geschwärzten Cytomikrosomen untermischt vor, so daß ein weniger reines Bild entsteht wie in meiner Figur. Ich habe nun noch einige Kleinigkeiten über die topographische Lage der Pseudochromosomen zu berichten. Da wir vor ganz rätselhaften Dingen stehen, so ist es notwendig, auch das geringste irgendwie auffallende Moment zu benutzen, wenn es der Deutung in morphologischer oder physiologischer Beziehung irgendwie dienlich sein kann. Die Lage der Fädchen ist nämlich in den gewöhnlichen Fällen zwar eine regellose, indessen zeigt sich mitunter ein gewisses charakteristisches Ansehen der von dem Haufen der Fädchen gebildeten Gesamtfigur, welches darin seinen Grund hat, daß die Windungen der Fäden mit ihren auffallendsten Konvexitäten nach auswärts, mit den Konkavitäten nach einwärts sehen. Die Gesamtfigur kann dann etwa rosettenartig aussehen, da nämlich bei einer Rosette die konvexen Ränder der Blättchen nach außen, die entsprechenden konkaven Bögen nach einwärts sehen. Dieses allgemeine Ansehen beruht, wie ich glaube, darauf, daß diese Pseudochromosomen oder Chondromiten ab origine konzentrisch zur Oberfläche der Sphäre aufgestellt sind. In der Tat habe ich die Schlängelungen dieser Fäden mitunter so verlaufen sehen, als seien sie in Kugelschalen angeordnet mit dem Mikrozentrum als Mittelpunkt der Krümmung. Dieses Lageverhältnis ist eo ipso gegeben bei jenen Pseudochromosomen, welche in den Bau der Zentralkapsel eingehen oder aus ihr hervorgehen. Die zu dieser Kapsel gehörigen oder in ihr enthaltenen Fäden sind samt ihren Windungen ja geradezu über die Oberfläche des Idiozoms hinweggebogen. Ferner muß erwähnt werden, daß ich in einem Falle außerhalb der Zentralkapsel, mitten im Zellenprotoplasma, einen rudimentären Ansatz zur Bildung einer konzentrischen Kapsel von größerem Durchmesser auffand; diese Bildung bestand in einem konzentrisch aufgestellten, lang gestreckten »Kapselscherben«, welcher wie die Zentralkapsel gefenstert war. Auf die Bedeutung dieser topographischen Verhältnisse werde ich weiter unten noch zurückkommen.«

---

[1] = meiner Textfigur *D*.

In dieser Schilderung ist vor allem bedeutungsvoll, daß Heidenhain die Pseudochromosomen oft wieder dicht bei den Sphären (Idiozomen) liegen sah, und annimmt, daß die Pseudochromosomen oder Chondromiten ab origine konzentrisch zur Oberfläche der Sphäre aufgestellt sind. Offenbar sind dieselben auch hier wie bei *Tethys* im engsten Zusammenhang mit den Sphären entstanden.

Ferner betont Heidenhain, daß er bei *Proteus* im Zellenleib der Samenzelle auch außerhalb der Zentralkapsel einen rudimentären Ansatz zur Bildung einer konzentrischen Kapsel von größeren Dimensionen aufgefunden hat. Es treten also zweifelsohne in den Samenzellen von *Proteus* die Zentralkapseln resp. Sphären ebenso wie in den Ganglienzellen von *Tethys* nicht nur in der Einzahl auf.

Auch bei den Samenzellen von *Proteus* kommen schließlich nach Heidenhain neben den Chondromiten d. h. fadenartigen Bildungen ebenfalls Mitochondrien d. h. selbständige Kügelchen vor. In der Fig. 2 von Heidenhain, welche meinem Holzschnitt *B* entspricht, sehen wir neben den Fäden (*chm*) gleich dunkle Kügelchen (*mt*) allenthalben den Zellleib erfüllen, genau wie bei vielen Ganglienzellen von *Tethys* (vgl. z. B. Fig. 14, Taf. VI).

Wenn Heidenhain es auffällig findet, daß in manchen Zellen ungeheuer viel Mitochondrien auftreten, in andern dagegen verhältnismäßig wenige Chondromiten und überhaupt keine Mitochondrien, so liegen die Verhältnisse genau wie bei den Ganglienzellen von *Tethys*, unter denen einige ganz frei von Mitochondrien resp. Chondromiten und Sphären, andre überfüllt von solchen sind, während diese in einem dritten Falle nur sehr spärlich sich zeigen.

Auch die Schilderung Hermanns von den Archoplasmakugeln der *Proteus*-Spermatocyten erinnert an die Sphären der *Tethys*-Ganglienzelle. Er schreibt[1]: »An dem Polfelde findet sich konstant eine leichte Delle, und hier liegt dem Kerne in Form einer mächtigen, granulierten Kugel das Archoplasma an. Die intimere Struktur desselben, die ich an meinen Präparaten von Salamandern vergeblich aufzudecken versuchte, liegt hier klar zu Tage. Es besteht bei *Proteus* das Archoplasma aus einer kugeligen Ansammlung differenzierten Protoplasmas, dessen Zusammensetzung aus feinen Körnchen deutlich in die Augen fällt, und zwar liegen dieselben so dicht gelagert, daß irgend eine radiäre Anordnung derselben sich nicht

[1] F. Hermann, Beitrag zur Lehre von der Entstehung der karyokinetischen Spindeln. Nachtrag p. 584/585. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXVII. 1891.

nachweisen läßt; auch vermag ich nicht anzugeben, ob die einzelnen Archoplasmakörnchen untereinander durch irgend ein Netzwerk zusammenhängen. Dagegen ließen sich, eingebettet in die körnige Archoplasmakugel, zweierlei Gebilde mit aller Schärfe beobachten. Erstens gelang es, das in den Salamanderspermatocyten vergeblich gesuchte Centrosom nachzuweisen, und zwar fand sich dasselbe in den meisten Zellen als ein sehr kleines, sich scharf färbendes Kügelchen, welches stets im Zentrum des Archoplasmas gelegen war. Der lichte Hof, der von VAN BENEDEN und von BOVERI als charakteristisch für das Centrosoma bei *Ascaris* angegeben wird, scheint hier nicht immer vorzukommen, wenigstens konnte ich desselben nur in relativ wenigen Zellen ansichtig werden.« . . . »In einer zunächst um das Zentralkörperchen gelegenen Zone birgt das Archoplasma aber noch andre, recht eigentümliche Gebilde, die meines Wissens bis jetzt noch nicht in Wirbeltierzellen beobachtet sein dürften. Durch eine dunklere Tinktion auffallend, ließen sich nämlich in jeder Zelle ohne Ausnahme Fadenstrukturen nachweisen, die bei oberflächlicher Betrachtung den Eindruck machen, als sei das Zentralkörperchen von einem sperrigen Netzwerk oder einem lockeren Fadenknäuel umgeben. Genauere Untersuchungen, namentlich an Spermatocyten, deren Archoplasma weniger dunkel gefärbt ist, lehren aber, daß diese Anschauung nicht der Wirklichkeit entspricht, und zeigen auf das deutlichste, daß es sich um Gruppen einzelner kurzer, **S**-förmig oder schleifenförmig gebogener Fädchen handelt, die um das Centrosoma gelagert sind.«

An HERMANNS körnige Archoplasmakugel mit innerem Centrosoma erinnern besonders die mit deutlichem großem Zentralkorn versehenen Sphären *a* und *b* in Fig. 12 der Taf. VI.

Ganz ähnliche Bildungen, wie die Zentralkapseln HEIDENHAINS, beschreibt ferner BALLOWITZ[1] für die Zellen der DESCEMETschen Membran, von denen ich einige als Textfig. *E* und *F* kopiere. Diese Sphärenbildungen von BALLOWITZ entsprechen zweifelsohne den HEIDENHAINschen Zentralkapseln, wie HEIDENHAIN auch selbst annimmt. BALLOWITZ läßt sich über dieselben folgendermaßen aus: S. 255—257 »Am sichersten und leichtesten gelingt in diesen Zellen vermittels der Eisenhämatoxylinmethode der Nachweis der Zentral-

[1] E. BALLOWITZ, Über das Epithel der Membrana elastica posterior des Auges, seine Kerne und eine merkwürdige Struktur seiner großen Zellsphären. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LVI. 1900.

körper, demnächst die Darstellung der Sphärenstruktur. Eine scharfe Färbung der Zellgrenzen mit dieser Methode scheint dagegen von besonderen Umständen abzuhängen und ist mir bei der Katze nur in wenigen Epithelstücken geglückt. Ist die Tinktion gelungen, so sieht man, daß die Sphäre von einem Gerüst von Fäden und Strängen gebildet wird, welche sich sehr deutlich und scharf von der Umgebung absetzen. Die Fäden und Stränge erscheinen von ungleicher Dicke und besonders bei intensiver Färbung uneben, wie mit gröberen,

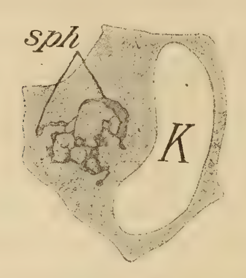


Fig. *E*.

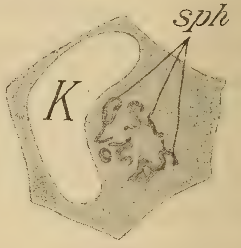


Fig. *F*.

Fig. *E* und *F*. Aus Ballowitz, Über das Epithel der Membrana elastica posterior des Auges, seine Kerne und eine merkwürdige Struktur seiner großen Zellsphären. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LVI. 1900. soliert gezeichnete Zellen aus dem Epithel mehrjähriger Katzen. Die Sphäre ist anscheinend in Stücke zerfallen.

etwas ungleichen, körnerartigen hintereinander befindlichen Einlagerungen versehen. Bei weiter gehender Entfärbung gewinnen sie ein mehr glattes Aussehen. Häufig treten in ihrem Verlaufe Verbreiterungen und kleine plattenartige Verdickungen auf. In gelungenen Präparaten lassen sich die Fadenzüge in den Sphären auf größere Strecken optisch sehr genau verfolgen. Nur selten verlaufen sie mehr geradlinig und dies auch nur auf kurze Strecken. Ihr Verlauf ist vielmehr sehr ausgesprochen gewunden und unregelmäßig hin und her gebogen, nicht selten auch winkelig umgeknickt, so daß scharf hervortretende Ecken entstehen. Besonders durch den letzteren Umstand wird die unregelmäßige Form und die geschilderte, mit Vorsprüngen versehene Begrenzung der ganzen Sphäre hervorgerufen. Wenn man nun die einzelnen Fadenzüge bei stärkerer Vergrößerung verfolgt, so stellt man sehr bald auf das deutlichste fest, daß sie sich verzweigen, und daß sich diese Verzweigungen untereinander verbinden. Hierdurch entsteht ein Maschen- oder Gitterwerk, dessen Maschen sehr ungleich groß sind. Meist sind sie weit und locker, bisweilen aber auch recht eng. Hierdurch wird ein Gerüst geschaffen, welches ich wohl am treffendsten als lockeren Faserkorb oder als Korbgerüst bezeichnen kann.

Da nun, wie oben hervorgehoben, die Sphären infolge der Dünnheit der Zellen stark abgeplattet sind, so muß in der Sphäre das obere Gittergerüst dem unteren dicht benachbart sein. In der Tat gelingt es bei sorgfältiger Benutzung der Mikrometerschraube meist ganz gut, die obere Korbplatte von den unteren optisch abzugrenzen. In den Zeichnungen ist das nicht gut wiederzugeben und in einzelnen Sphärenbildern nur dadurch angedeutet, daß die mehr nach oben gelegenen Züge etwas dunkler angegeben wurden. Zwischen den beiden Lagen scheint ein wenn auch nur spärlicher Austausch von Kommunikationsfäden zu bestehen, da man bisweilen die optischen Querschnitte von Fasersträngen als rundliche Punkte erhält. Manchmal sind die Fadenzüge mehr verschlungen und bilden deutliche Schleifen, so daß die Sphärenstrukturen mehr einen Knäuelcharakter annehmen. In vereinzelten Fällen ist das so ausgesprochen, daß man förmlich an ein Kernspirem erinnert wird. Der korbartige Charakter des Sphärengerüstes herrscht aber doch durchaus vor. Bisweilen weiß man allerdings nicht, ob man die Bildung ihrem Aussehen nach mehr als korbartig oder als knäuelförmig bezeichnen soll. Überhaupt hält es oft schwer, über die verwirrte Anordnung und Verbindung der Faserzüge des Sphärengerüstes einen genauen Aufschluß zu erlangen. Einige Male habe ich auch gesehen, daß das Sphärengerüst anscheinend in mehrere Stücke zerfallen war. Da ich diese Beobachtung an stärker entfärbten (älteren) Präparaten machte, ist es sehr wahrscheinlich, daß hier die Verbindungsbrücken, welche die scheinbar isolierten Stücke miteinander in Zusammenhang setzten, schon entfärbt und unsichtbar geworden waren; jedenfalls ist diese Möglichkeit nicht auszuschließen. Wenn man nun die Formen der Sphären und ihre Strukturen in den Präparaten im einzelnen genauer vergleicht, so fällt die ganz erstaunliche Verschiedenheit der Sphärenbilder auf. Im einzelnen gleicht kaum eine Sphäre der andern. Man könnte große Tafeln mit den mannigfachsten Sphärenbildern anfüllen; im allgemeinen bleiben allerdings die hervorgehobenen charakteristischen Eigentümlichkeiten stets gewahrt.« S. 258: »Die Färbereaktion des Sphärengerüstes läßt darauf schließen, daß seine Substanz von etwas andrer Beschaffenheit ist als das Zellprotoplasma. Ganz besonders scheint mir das aus dem Verhalten der Sphäre bei Tinktion mit gewöhnlicher Hämatoxylinlösung (Hämatoxylin nach Ehrlich und Delafield) hervorzugehen, weil hier die Sphäre als helle, sich nicht färbende Stelle ausgespart bleibt, während das umgebende Zellprotoplasma deutlich gefärbt wird. Wahrscheinlich ließen sich hierfür

noch weitere Beweise auffinden, wenn man dieses günstige Material noch nach andern Methoden speziell auf diesen Punkt untersuchte.« S. 258: »Jedenfalls befindet sich zwischen den Fasern des Korbgerüstes eine Substanz von demselben schwer definierbaren, feinstmaschigen Aussehen wie das Zellprotoplasma selbst.«

Diese letztere feinstmaschig erscheinende Substanz erinnert durchaus an die Grundsubstanz der Sphären von *Tethys*. Besonders interessant in der BALLOWITZschen Schilderung ist aber die Angabe, daß das Sphärengerüst bei den Zellen der DESCEMETschen Membran durch DELAFIELDsches Hämatoxylin ungefärbt bleibt. Dasselbe habe ich oben als Eigentümlichkeit der Sphären von *Tethys* betont. Auch in der enormen Mannigfaltigkeit der Formbildung und in der Ähnlichkeit mit Kernspiremen, die BALLOWITZ hervorhebt, stimmt das Sphärengerüst der Zellen der DESCEMETschen Membran wieder mit demjenigen der *Tethys*-Zelle überein (vgl. Fig. 4 und 14 auf Taf. VI und oben S. 75). Korbartige Bildungen, wie BALLOWITZ sie beschreibt, kommen ebenfalls öfter bei den Sphären von *Tethys* vor. Beachtenswert ist schließlich, daß nach BALLOWIZ die Sphären der DESCEMETschen Zellen oft in Stücke zerfallen, was wir als ganz typisch für die Sphären von *Tethys* kennen gelernt haben.

In den bisher berücksichtigten Arbeiten handelt es sich besonders um Chondromiten. Was die Mitochondrien anbetrifft, so wird auch von diesen von vielen Autoren angegeben, daß sie mit den Sphären in Zusammenhang stehen.

So liegen nach BENDA[1] in den Samenzellen sowohl der Wirbeltiere wie der Wirbellosen die Mitochondrien meist dicht an den Sphären (Idiozomen), bisweilen radiär angeordnet. Da mir die BENDAschen Abhandlungen nicht zugänglich waren, gebe ich seine Beobachtungen, die ich in vielen Stücken durchaus für die Sphären von *Tethys* bestätigen kann, in dem MEVESschen[2] Wortlaut wieder: »Bei den Säugern liegen die Mitochondrien durch den ganzen Zellleib verteilt, mit nur geringer Ansammlung um das Idiozom. Häufig bilden sie geschlängelte, streptokokkenähnliche Kettchen; bei der Maus vielfach kleine kugelige Häufchen. In den Spermatogonien liegen sie in einem lockeren Häufchen, bisweilen um das Idiozom deutlich radiär angeordnet. Bei andern Wirbeltierklassen zeigt die Körnermasse in Spermatocyten und Spermatogonien eine

[1] BENDA, l. c.
[2] MEVES, l. c. S. 580/581.

viel erheblichere Entfaltung. Bei Sauropsiden (*Fringilla*, *Columba*, *Lacerta*) stellen sie sich als ein massiges, fast halbkugeliges Polster dar, welches dem Kern anliegt, und das Idiozom so einschließt, daß es nur an äußerst dünnen Schnitten darin erkennbar wird. Von Amphibien haben besonders *Bombinator* und *Salamandra* treffliche Bilder der Mitochondrien gegeben. Bei *Bombinator* zeigen die Spermatogonien einen dichten, ungefähr kugeligen Körnerklumpen, der sich, das Idiozom einschließend, einer Kerndelle anschmiegt oder, wo eine solche nicht vorhanden ist, einen unregelmäßigen scheiben- oder kegelförmigen Haufen bildet. Bei den Spermatocyten liegt eine dichtere Körnerkugel um das Idiozom; aus dieser entwickeln sich allseitig zierlich geschlängelte Körnerkettchen, die sich weit in den Zellleib ausbreiten; die Hauptanhäufung erhält dadurch oft das Aussehen des Medusenhauptes[1]. Bei *Salamandra*, in deren Spermatocyten Benda die Körner zuerst sah und auf der Anatomenversammlung 1896 demonstrierte, liegen sie in äußerst feinen geschlängelten Ketten durch den ganzen Zellleib, mit nur wenig erheblicher Ansammlung um das Idiozom[2]. In den Spermatogonien bilden sie unregelmäßige Haufen um das Idiozom. Bei Selachiern konnte Benda bisher nur an einzelnen gelungenen Färbungen des *Torpedo*-Hodens das Vorhandensein von Körnerkettchen in den Spermatocyten feststellen. Die Anordnung scheint der bei Urodelen zu gleichen; auch hier liegt eine mäßige Ansammlung um das Idiozom. Bei Mollusken (*Helix hortensis*, *Helix pomatia*, *Planorbis*) ist die Anordnung um das Idiozom deutlich ausgesprochen. Die Körnermenge ist eine sehr große. Die Körner bei *Helix pomatia* sind zu kurzen, leicht gekrümmten Stäbchen konfluiert. In den Spermatocyten sind kleine Körnerkettchen durch den ganzen Zellleib verteilt mit allmählicher Verdichtung gegen das Idiozom. Von Arthropoden hat Benda die Spermatogonien in einem nicht funktionierenden Hoden des Flußkrebses untersucht. Sie enthalten eine ziemlich kleine Körnchenanhäufung um das Idiozom.«

Auch nach Meves[3] treten die Mitochondrien in den Samenzellen der Wirbellosen entweder in nächster Umgebung der Sphären auf, oder sie erfüllen als grobe Kügelchen, die genau wie bei *Thethys* dunkle Rand- und helle Innenzone unterscheiden lassen, den ganzen Zellleib,

---

[1] Vgl. diesbezüglich von *Tethys* in den Figg. 12 und 13 auf Taf. VI die Sphären *a—h*, besonders *d* und *g* in Fig. 12 und *c* in Fig. 13.

[2] Vgl. diesbezüglich von *Tethys* die Figg. 12—14 auf Taf. VI.

[3] Meves, l. c.

wie dies einerseits aus den Textfiguren *G* und *H*, anderseits aus der Textfigur *K* hervorgeht, welche der einschlägigen Arbeit von

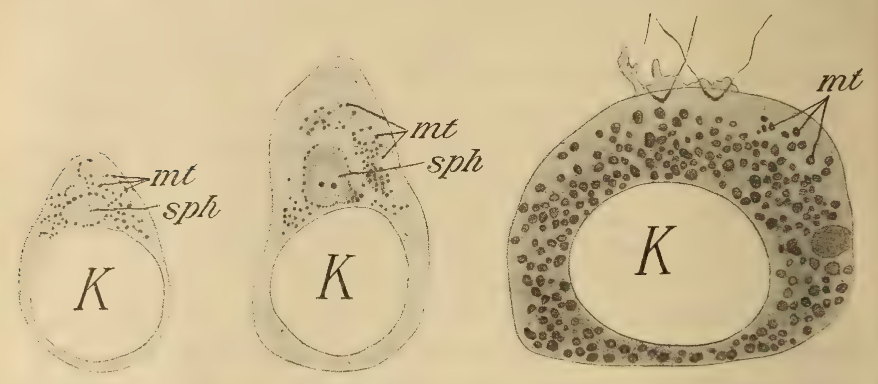


Fig. *G*. Fig. *H*. Fig. *K*.

Fig. *G*, *H*, *K*. Aus Meves, Über den von v. la Valette St. George entdeckten Nebenkern (Mitochondrienkörper) der Samenzellen. Arch. f. mikr. Anat. Bd. LVI. 1900.

Fig. *G*, *H*. Zellen aus dem Hoden von *Paludina vivipara*.

Fig. *G* Reifungsteilung der kleinzelligen Spermatocytengeneration, aus welcher die haarförmigen Spermien hervorgehen.

Fig. *H*. Stark herangewachsene Zelle der Wachstumsperiode, Ahnenzelle einer wurmförmigen Spermie.

Fig. *K*. Aus dem Hoden von *Pygaera bucephala*. Spermatocyte erster Ordnung im Ruhestadium.

Meves entnommen sind und Samenzellen von *Paludina* und *Pygaera* darstellen. Auch die kolbigen Endanschwellungen, welche ich bei

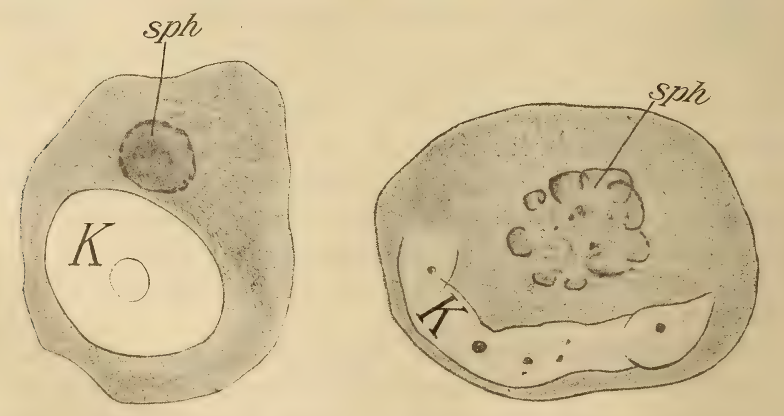


Fig. *L*. Fig. *M*.

Fig. *L*, *M*. Aus Meves, Über eine Metamorphose der Attraktionssphäre in den Spermatogonien von *Salamandra maculosa*. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLIV. 1895. Spermatogonien des erwachsenen Salamanders.

den Chondromiten von *Tethys* oft beobachtet habe (vgl. z. B. Fig. 8 und 14 von Taf. VI) und Heidenhain auch für die *Proteus*-Zellen

angibt, sind von Meves gesehen worden. Er sagt diesbezüglich S. 566: »Die Mitochondrien erfüllen die ganze Zelle ziemlich gleichmäßig; es sind kleine Bläschen, die aus einer mit Eisenhämatoxylin schwarz färbbaren Schale und einem hellen Inhalt bestehen.« S. 570: »Gleichzeitig beobachtet man, daß die helle Innensubstanz der Mitochondrien sich an den Kettenenden ansammelt und hier vielfach zu größeren Bläschen konfluiert.«

Erinnert sei ferner daran, daß nach Meves[1] bei den Samenzellen von *Salamandra* die Sphären in kleine Stücke zerfallen, worauf ich im zweiten Teil dieser Zelluntersuchungen[2] näher eingegangen bin. Die einschlägigen Abbildungen von Meves zeigen teilweise eine auffallende Ähnlichkeit mit den Sphären von *Tethys*. Ich habe zwei der Mevesschen Figuren als Textfigur *L* und *M* wiedergegeben. Während die Sphäre *sph* der Fig. *L* an die von Heidenhain beschriebene und abgebildete durch Zentralkapsel ausgezeichneten Sphären von *Proteus* erinnert (vgl. z. B. die Heidenhainsche Sphäre in meiner Textfig. *A1*), zeigt die Sphäre *sph* der Textfig. *M* in ihrem Zerfall eine große Übereinstimmung mit der von mir in Fig. 7 (Taf. VI) gezeichneten Sphäre (*sph*).

IV. Zusammenfassung, Deutungsversuch der Befunde und Allgemeines.

Die Sphären, die im Nervensystem von *Tethys* auftreten, bestehen aus einem meist in der Einzahl vorkommenden, oft in dunklen Rand und helles Zentrum differenzierten Zentralkorn, aus einem das letztere umgebenden hellen Hof und aus einer Rindenschicht, welche sich aus radiär angeordneten Körnchen zusammensetzt, von denen die äußersten die größten sind und oft membranartig miteinander verkleben (Figg. 1 *a*, 1 *b*, Taf. VI).

Der das Zentralkorn einschließende Hof wird von einer homogen bis äußerst fein granuliert aussehenden, schwer färbbaren Substanz gebildet, welche sich auch in die Rindenschicht fortsetzt und eine Grundsubstanz darstellt, welcher alle körnigen Bildungen der Sphäre eingelagert sind (Fig. 1 *a*).

Die Körnchen der Rindenschicht wie das Zentralkorn sind durch

[1] Friedr. Meves, Über eine Metamorphose der Attraktionssphäre in den Spermatogonien von *Salamandra maculosa*. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XLIV. 1894.

[2] l. c.

ein typisches Färbungsvermögen ausgezeichnet, durch welches sie sehr scharf sowohl in den Ganglienzellen wie in der Zentralsubstanz der Ganglien hervortreten (Taf. VI).

Die Sphären sind sehr verschieden groß, die größten in der Regel die ältesten, und entstehen aus kleinsten strukturlos erscheinenden Kügelchen, die beim Heranwachsen sich deutlich in helle Innenzone und dunkle Randschicht differenzieren, welch letztere, je größer die Sphären werden, immer deutlicher in Körnchen zerfällt, die sich zuletzt radiär anordnen, während gleichzeitig das Zentralkorn zur Ausbildung kommt (Taf. VI, Fig. 3 bei *A*).

Diese verschiedenen Entwicklungsstufen der Sphären liegen an bestimmten Stellen des Ganglions zwischen den Ganglienzellen haufenweise dicht beieinander und bilden hier förmliche Entwicklungsherde.

Die ausgebildeten Sphären wandern teils in die Ganglienzellen teils in die Zentralsubstanz der Ganglien und zwar hier sowohl in die Ganglienzellfortsätze als in die die Zwischenräume der letzteren erfüllende Punktsubstanz ein und zerfallen in der mannigfaltigsten Weise: teils zerbricht die Randschicht in kleinere Stücke, die sich zuerst in die einzelnen Radien zerlegen und dann in die diese zusammensetzenden Körnchen auflösen (Taf. VI, Fig. 3 *B*, Fig. 4), teils tritt eine sehr starke und eigenartige Veränderung der Sphären ein, insofern bald gröbere fadenartige Bildungen im Sinne der Chondromiten der Autoren entstehen (Taf. VI, Fig. 8 *a—e*, Fig. 14 *chm*), bald stärkere Kügelchen oder Bläschen, die eine dunkle Rand- und hellere Innenzone unterscheiden lassen, zur Differenzierung kommen, welche sich von den zerfallenden Sphären loslösen, allenthalben im Zellkörper der Ganglienzellen sich verteilen und den Mitochondrien der Autoren entsprechen (Taf. VI, Figg. 12—14), in einem dritten Falle gehen aus den Sphären bald größere, bald kleinere Haufen gleich grober Körnchen hervor, die von einem hellen, gegen das Zellprotoplasma scharf abgesetzten Hof umgeben sind, so daß cystenartige Bildungen entstehen (Taf. VI, Figg. 10, 11 *mh*). Diese Körnchenhaufen zerfallen durch fortgesetzte Teilung wahrscheinlich schließlich in Einzelkörnchen.

An der Hand der einschlägigen Arbeiten von Heidenhain, Hermann, Ballowitz, Benda und Meves habe ich nachgewiesen, daß die im Zellleib der Ganglienzellen von *Tethys* (oft massenhaft) auftretenden freien Kügelchen, welche, wie wir im II. beschreibenden Teil dieser Arbeit gesehen haben, aus den zerfallenden Sphären durch Ablösung hervorgehen und gleich den Sphären durch eine typische Färbbarkeit

den gewöhnlichen Zellmikrosomen gegenüber ausgezeichnet sind, sowie die in den Sphären entstehenden Fadenbildungen den Mitochondrien resp. Chondromiten der Autoren, welche ebenfalls im Zusammenhang mit den Sphären beobachtet wurden, entsprechen.

Bendas [1] Auffassung, daß die Mitochondrien nicht auf die Samenzellen beschränkt sind, sondern auch bei somatischen Zellen vorkommen, wird also durch meine Befunde vollauf bestätigt.

Die Frage entsteht: »Wie sind diese Befunde zu deuten?« Die Sphären der Froschganglienzellen, welche, wie wir gesehen haben, den Sphären von *Tethys* sehr gleich gebaut sind und zweifelsohne Bildungen derselben Art darstellen, entstehen in den Kernen der Ganglienzellen aus ähnlich kleinen Kügelchen, wie diejenigen, von denen die Sphären von *Tethys* außerhalb der Ganglienzellen ihren Ausgang nehmen, treten dann in den Zellleib über und schließlich aus diesem heraus. Auf Grund dieser Beobachtungen hatte ich in der zweiten Abhandlung dieser Zelluntersuchungen [2] für die Froschsphären die Möglichkeit offen gelassen, daß wir es in ihnen mit Bildungen ähnlicher Art zu tun haben, wie es die Richtungskörper der Eier sind. Nach den Befunden bei *Tethys* ist diese Annahme vollständig ausgeschlossen.

Wie steht es nun mit der zweiten Hypthese, welche ich in der zweiten Abhandlung dieser Zelluntersuchungen [2] über die Sphären aufgestellt habe, d. h. ist es möglich dieselben als Parasiten zu deuten? Kämen nur die Befunde bei den *Tethys*- und Froschsphären in Betracht, so würde ich die Erscheinungen ohne weiteres als parasitäre deuten. Beim Frosch zerfallen die Sphären im Leib der Ganglienzellen in Kügelchen von der Feinheit und Färbbarkeit der Körnchen, aus welchen die Sphären im Kern neu entstehen. Es genügt für diese, wie ich in der zweiten Abhandlung dieser Zelluntersuchungen [2] weiter ausgeführt habe, die Annahme, daß die Zerfallskügelchen der Sphäre aus dem Zellleib in den Zellkern einwandern und hier eine neue Sphärengeneration aus sich hervorgehen lassen, um einen vollständigen Entwicklungszyklus vor uns zu haben, wie er von andern Parasiten bekannt ist. Ganz ähnlich liegen die Verhältnisse bei *Tethys*. Setzen wir den Fall, daß die aus den zerfallenden Sphären entstehenden kleinsten Mitochondrien die Zelle verlassen, so könnten sie sehr wohl jenen kleinen Kügelchen entsprechen, aus denen wir

---

[1] Vgl. oben S. 55.

[2] E. Rohde, Über eigenartige aus der Zelle wandernde »Sphären« und »Centrosomen« usw. l. c.

bei *Tethys* in den Entwicklungsherden die Sphären allmählich heranwachsen sehen (vgl. *A* in Fig. 3, Taf. VI). Da anderseits ein Übertritt der Sphären in die Zellen ebenfalls beobachtet wurde (vgl. *x*, *y* und *B* in Fig. 3 der Taf. VI), so hätten wir auch hier einen geschlossenen Entwicklungszyklus vor uns, der für die Auffassung der Sphären als Parasiten sprechen könnte. Dem stehen aber die Beobachtungen der Autoren über das Schicksal der Mitochondrien bei den Samenzellen gegenüber. Hier geht nach den fast übereinstimmenden Angaben der Forscher sowohl bei Wirbeltieren wie bei Wirbellosen aus den Mitochondrien eine Umhüllung des Mittelstückes der Spermatozoen (bei den Wirbeltieren die Spiralfaser) hervor. Wenn wir nicht zu der sehr gewagten Erklärung unsre Zuflucht nehmen, daß durch die aus den Mitochondrien hervorgehenden Hüllen der Samenfäden eine Übertragung von Parasiten auf die folgende Tiergeneration bewirkt wird, so stehen wir trotz meiner Untersuchungen nach wie vor über den Wert der Mitochondrien resp. Chondromiten vor einem Rätsel. Auch Meves betont, daß die physiologische Bedeutung der Mitochondrien vorläufig noch ganz unklar ist.

Hervorheben will ich aber noch folgendes. Manche Ganglienzellen von *Tethys* waren gleich wie beim Frosch ganz frei von Sphären (resp. Mitochondrien). Ebenso habe ich in den Ganglien aller andern untersuchten Meeresschnecken sowie der Polychäten, Oligochäten, Insekten und Krebse (vgl. oben) keine Sphären, weder intracelluläre noch extracelluläre, getroffen. Die Sphären stellen also offenbar keine allgemeine Eigentümlichkeit der Ganglienzellen dar. Dieser Befund könnte wieder stark zugunsten der parasitären Natur der Sphären sprechen. Für eine solche fällt ferner die Tatsache schwer ins Gewicht, daß die aus den zerfallenden Sphären hervorgehenden Körnchenhaufen (*mh* in Figg. 10 und 11 der Taf. VI) oft in einem gegen das Zellprotoplasma scharf begrenzten Hohlraum liegen, so daß man unwillkürlich an die Cystenbildungen vieler Parasiten erinnert wird. Bemerkenswert nach dieser Richtung ist schließlich einerseits, daß auch Benda[1] betont die Mitochondrien oft streptokokkenartig hintereinander gelagert gefunden zu haben, anderseits, daß die Sphären nicht nur in den Zellen, sondern auch allenthalben in der Zentralsubstanz der Ganglien vorkommen.

Will man trotz dieser vielen Momente, die auf eine parasitäre

[1] Vgl. oben S. 82.

Natur der Sphären, resp. der aus ihnen hervorgehenden Mitochondrien, Chondromiten, Zentralkapseln und Pseudochromosomen hinweisen, diese Annahme nicht gelten lassen, so sei mir gestattet ganz kurz eine dritte Erklärung vorzutragen, die allerdings bei unsrer heutigen Anschauung von dem Bau der Zelle noch mehr als gewagt erscheint und wohl bei den meisten Forschern auf starken Widerstand stoßen wird, und doch ist die Deutung nicht sonderbarer als die von mir oben beschriebenen Tatsachen selbst, ja sie wird durch diese geradezu provoziert.

Während die Mehrzahl der Forscher die Zelle als Elementarorganismus auffassen, wird von andern bekanntlich die Ansicht verfochten, daß sie sich sowohl im Zellleib wie im Kern aus noch viel einfacheren Einheiten, d. s. die Mikrosomen oder Chondren, aufbaut, welch letztere sich in der Zelle symbiotisch vereinigen, ähnlich wie die Zellen selbst im Tierkörper. Von verschiedenen Autoren sind die Mitochondrien zu den Chondren resp. Mikrosomen gestellt worden. Trifft dies das Richtige, so würden meine Untersuchungen stark für die zweite Auffassung, d. h. für die zusammengesetzte Natur der Zelle sprechen. Wir hätten dann in den Mitochondrien eine Chondrenart vor uns, welche nicht nur durch besondere Färbbarkeit ausgezeichnet ist, sondern auch ihren eignen Entwicklungsgang hat, d. h. welche aus dem Zellleib tritt und außerhalb desselben in bestimmten Entwicklungsherden zu höheren Einheiten, das sind die Sphären, heranwächst, welch letztere wieder in den Zellleib zurückwandern, um hier in Einzelkügelchen zu zerfallen.

Da die Mitochondrien nach Benda nicht nur bei den Samenzellen, sondern auch bei den somatischen Zellen vorkommen, was durch meine Befunde für die Ganglienzellen bestätigt worden ist, so haben wir es hier offenbar mit sehr verbreiteten Elementen zu tun, die möglicherweise in den Chromatophoren der Pflanzenzelle ein Homologon finden und wie die Centrochondren (Centrosomen) und die Nucleochondren (Nucleinkörper) als besonders geartete Elemente der Zelle zu unterscheiden sind.

Zum Schluß seien mir noch einige einschlägige Bemerkungen über den Zellkern gestattet. Es ist, soviel ich weiß, zuerst von Bütschli die Ansicht ausgesprochen worden, daß der Kern vielleicht das Primäre in der Zelle ist. Bei allen Zellteilungen, der direkten wie indirekten, ist es stets der Kern, der die Teilung beginnt. Dies schon scheint mir stark für eine solche Auffassung zu sprechen. Bekannt ist ferner, daß junge Lymphkörperchen einen kaum

nachweisbaren Protoplasmabelag haben. Ähnliche Beobachtungen habe ich wiederholt für die Ganglienzellen gemacht, worüber ich in einer der nächsten Abhandlungen dieser Zellstudien noch berichten werde. Besonders interessant ist aber der SCHAUDINNsche[1] Befund, daß bei *Bacterium bütschlii* die jungen Sporen als kernartige Bildungen auftreten, die durch Zusammentritt von kleinen vorher im Zellleib regellos zerstreuten, durch besondere Färbbarkeit ausgezeichneten als Äquivalent des Kerns geltenden Kügelchen entstehen, d. h. also, daß hier die neue Generation aus dem Kern hervorgeht.

Instruktiv nach dieser Richtung sind ferner meine im ersten Teil dieser Zelluntersuchungen[2] niedergelegten Beobachtungen über die Kerne der Eier. Wir können wohl annehmen, daß die ursprüngliche Kernstruktur sich in der Eizelle primitiver als in den Gewebszellen erhalten hat. Interessant ist nun, daß in den Eikernen der Amphibien die Nucleinkörper, wie ich in dieser Abhandlung[2] ausgeführt habe, als vollständig selbständige Elementarorganismen aufzufassen sind, die fast ausnahmslos durch Sprossung aus den Nucleolen hervorgehen, wobei Ketten und andre Bildungen entstehen, welche durchaus an die Sproßpilze erinnern. Schon CARNOY[3] betont, daß die sich in Nucleinkörper auflösenden Nucleolen oft wie Basiden mit Sporen aussehen. Bildungen dieser Art, die ich z. B. in Fig. 22 *e* der Taf. XXXVI der ersten Arbeit dieser Zelluntersuchungen[2] wiedergegeben habe, sind ungemein häufig, besonders in gewissen Entwicklungsstadien der Eier. Nach meinen diesbezüglichen Befunden ist die oben angeführte Beobachtung SCHAUDINNS bei *Bacterium bütschlii* doppelt bemerkenswert, da hier der Kern des *Bacteriums* durch eine Unmenge in der Zelle regellos zerstreuter kleiner Körnchen, welche man als Äquivalente der Nucleinkörper auffassen kann, vertreten wird. Es besteht also, wie dies ähnlich schon SCHAUDINN betont, bei den höheren Zellen gegenüber dem *Bacterium bütschlii* nur der Unterschied, daß die Nucleinkörper bei ersteren dauernd zu einem einheitlichen Körper, d. h. dem Kern vereinigt sind, während bei *Bacterium bütschlii* diese Vereinigung nur bei der Sporenbildung erfolgt.

---

[1] FRITZ SCHAUDINN, Beiträge zur Kenntnis der Bakterien und verwandter Organismen. 1. *Bacillus bütschlii.* Arch. f. Protistenkunde. I. Bd. 1902.

[2] E. ROHDE, Untersuchungen über den Bau der Zelle. I. Kern und Kernkörper. Diese Zeitschr. Bd. LXXIII. 4.

[3] CARNOY et LEBRUN, La vésicule germinative et les globules polaires chez les Batraciens. La Cellule. T. XII. 1897. T. XIV. 1898.

Da Benda betont, daß die Mitochondrien oft streptokokkenartig hintereinander geordnet sind, was ich für die Ganglienzellen von *Tethys* vollauf bestätigen kann, so zeigen schließlich die Nucleochondren (Nucleinkörper) des Kerns und die Mitochondrien des Zellleibes sehr ähnliche Erscheinungen. Wie die Nucleochondren (Nucleinkörper) aus höheren Einheiten, d. h. den Nucleolen durch Zerfall hervorgehen und zu diesen wieder heranwachsen können (vgl. den ersten Teil dieser Zelluntersuchungen)[1], so entstehen auch die Mitochondrien aus höheren Einheiten, den Sphären, und entwickeln sich wieder zu solchen. Auf diese Verhältnisse werde ich aber erst in den folgenden Abhandlungen dieser Zelluntersuchungen näher eingehen.

Breslau, im November 1903.

Erklärung der Abbildungen.

Buchstabenerklärung:

chm, Chondromit;
K, Kern der Ganglienzelle;
mh, Mitochondrienhäufchen verschiedener Größe, welche aus den zerfallenden Sphären hervorgehen;
mt, Mitochondrien;
nf, Ganglienzellfortsatz;
ps, Punktsubstanz (Leydig) der Zentralsubstanz der Ganglien;
sph, Sphären, *sph'* in Zerfall begriffen;
zl, Zellleib der Ganglienzellen.

Tafel VI.

Die Vergrößerung ist bei allen Figuren die gleiche und sehr stark.

Fig. 1*a*—1*e*. Große freie, d. h. intracelluläre Sphären der Ganglienzellschicht eines Ganglions von *Tethys*. Sublimat. Jodgrünfuchsin. Glyzerin. Aus einer Schnittserie.

Fig. 2*a*—2*l*. Kleine freie, d. h. intracelluläre Sphären der Ganglienzellschicht eines Ganglions von *Tethys*. Sublimat. Jodgrünfuchsin. Glyzerin. Aus einer Schnittserie.

Fig. 3. Sphären-Entwicklungsherd (*A*) und von Sphären stark durchsetzte Ganglienzelle (*B*) aus der Ganglienzellschicht eines Ganglions von *Tethys*. Sublimat. Jodgrünfuchsin. Glyzerin. Aus einer Schnittserie.

Die Sphären entstehen in dem Entwicklungsherd (*A*) aus kleinsten, scheinbar homogenen Kügelchen und wandern zur Ganglienzelle (*B*). Die Ganglienzelle (*B*) enthält viele, teils typisch gebaute (*sph*), teils stark zerfallene (*sph'*) Sphären und aus ihnen hervorgegangene Mitochondrien (*mt*).

[1] E. Rohde, Kern und Kernkörper l. c.

Fig. 4. Teil der Zentralsubstanz eines Ganglions von *Tethys*. Sublimat. Jodgrünfuchsin. Glyzerin. Aus einer Schnittserie.

Sowohl die Ganglienzellfortsätze, d. h. die Nervenfasern (*nf*) wie die eigentliche (Leydigsche) Punktsubstanz (*ps*) enthalten teils typisch gebaute (*sph*), teils mehr oder weniger stark zerfallene (*sph'*) Sphären.

Fig. 5. Peripherer, nur aus Nervenfasern (*nf*), d. h. Ganglienzellfortsätzen bestehender Abschnitt der Zentralsubstanz eines Ganglions von *Tethys*. Sublimat. Jodgrünfuchsin. Glyzerin. Aus einer Schnittserie.

Die Nervenfasern (*nf*) enthalten viele sehr verschieden große Sphären (*sph*).

Fig. 6. Teil der Zentralsubstanz eines Ganglions von *Tethys* mit einer sehr großen stark zerfallenden Sphäre (*sph*). Sublimat. Jodgrünfuchsin. Glyzerin. Aus einer Schnittserie.

Fig. 7. Teil der Zentralsubstanz eines Ganglions von *Tethys* mit einer sehr großen, noch stärker als in Fig. 6 zerfallenen Sphäre (*sph*). Sublimat. Jodgrünfuchsin. Glyzerin. Aus einer Schnittserie.

Fig. 8. Teil der Zentralsubstanz eines Ganglions von *Tethys* mit mehreren stark und verschieden zerfallenen Sphären (*a*, *b*, *c*, *d*, *e*, *f*). Sublimat. Jodgrünfuchsin. Glyzerin. Aus einer Schnittserie.

Fig. 9. Kleine Ganglienzelle von *Tethys* mit nur einer einzigen großen Sphäre (*sph*), die im Begriff steht zu zerfallen. Sublimat. Jodgrünfuchsin. Glyzerin. Aus einer Schnittserie.

Fig. 10 u. 11. Zwei Ganglienzellen von *Tethys* mit vielen sehr verschieden großen Körnchen-(Mitochondrien-)Haufen (*mh*), die meist in einem hellen, gegen das Zellprotoplasma scharf (oft membranartig) abgesetzten Raum liegen und aus zerfallenden Sphären der Art, wie sie Fig. 11 bei *sph* zeigt, hervorgegangen sind. Sublimat. Jodgrünfuchsin. Glyzerin. Aus einer Schnittserie.

Fig. 12—14. Teile von großen Ganglienzellen von *Tethys* mit vielen teils typisch gebauten, teils stark zerfallenen Sphären (*a*, *b*, *c*, *d*, *e*, *f*, *g*, *h*) und aus diesen hervorgegangenen Mitochondrien (*mt*) resp. Chondromiten (*chm*, besonders bei *a* und *b* von Fig. 14). Sublimat. Jodgrünfuchsin. Glyzerin. Aus einer Schnittserie.

Tafel VII.

Photographien. Man betrachte die Bilder mit der Lupe.

Fig. 1 u. 2*a*, 2*b* sind bei schwacher, die übrigen bei starker Vergrößerung photographiert.

Fig. 1, 2*a*, 2*b*. Große Ganglienzellen von *Tethys* mit mehreren teils typisch gebauten, teils stark zerfallenen Sphären. Jodgrünfuchsin. Vgl. Fig. 12—14 von Taf. VI. Fig. 2*a* und 2*b* stellen zwei verschiedene Positive desselben Negativs dar, Fig. 2*a* ist stärker, Fig. 2*b* schwächer kopiert. Die letztere zeigt die Struktur der Sphäre besonders deutlich, namentlich bei Lupenbetrachtung.

Fig. 3. Ganz oberflächlicher Schnitt einer Ganglienzelle von *Tethys* mit vielen Mitochondrienhaufen (*mh*). Delafieldsches Hämatoxylin. Vgl. Fig. 10 u. 11 der Taf. VI.

Fig. 4. Kleine Ganglienzelle von *Tethys* mit vielen meist zerfallenen kleinen Sphären (*sph*). Jodgrünfuchsin. Vgl. die Ganglienzelle *B* in Fig. 3 der Taf. VI.

Fig. 5. Teil der Zentralsubstanz eines Ganglions von *Tethys* mit vielen teils typisch erhaltenen (*sph*), teils mehr oder weniger stark zerfallenen (*sph'*) Sphären. Jodgrünfuchsin. Vgl. Fig. 4 der Taf. VI.

Fig. 6*a*. Teil der Zentralsubstanz eines Ganglions von *Tethys* mit einer

in einer Nervenfaser (*nf*) gelegenen Sphäre (*sph*). Jodgrünfuchsin. Vgl. Fig. 5 u. 4 von Taf. VI.

Fig. 6*b* zeigt die Sphäre *sph* von Fig. 6*a* bei etwas andrer Einstellung des Mikroskops und noch schärfer.

Fig. 7*a*. Zwei freie, d. h. intracelluläre Sphären (*sph* und $sph^{\times}$) aus der Ganglienzellschicht eines Ganglions von *Tethys*. Die Sphäre *sph* ist scharf eingestellt, die Sphäre $sph^{\times}$ ganz undeutlich. Jodgrünfuchsin. Vgl. Fig. 1*a* u. 1*b* von Taf. VI.

Fig. 7*b* zeigt die beiden Sphären (*sph* und $sph^{\times}$) der Fig. 7*a* bei etwas veränderter Einstellung des Mikroskops, aber auch nur die Sphäre *sph* scharf.

Fig. 8*a*. Eine große freie, d. h. intracelluläre Sphäre (*sph*) aus der Ganglienzellschicht eines Ganglions von *Tethys*. Jodgrünfuchsin. Vgl. Fig. 1*d* von Taf. VI.

Fig. 8*b* zeigt die Sphäre (*sph*) der Fig. 8*a* bei anderer Einstellung des Mikroskops.

Fig. 9. Teil der Zentralsubstanz eines Ganglions von *Tethys* mit mehreren, verschieden zerfallenen Sphären (*sph'*). Jodgrünfuchsin. Vgl. *a*, *b*, *c*, *d*, *e* in Fig. 8 von Taf. VI.

Fig. 10. Teil der Zentralsubstanz eines Ganglions von *Tethys* mit einer großen zerfallenen Sphäre (*sph'*). Jodgrünfuchsin. Vgl. *sph* in Fig. 6 von Taf. VI.

Beiträge zur Spermatogenese der Cephalopoden.

Von

Curt Thesing.

(Aus dem zoologischen Institut der Universität Marburg.)

Mit Tafel VIII und IX.

Im folgenden lege ich eine Untersuchung über Struktur und Histogenese der Samenfäden von *Octopus Defilippi* und *Scaeurgus tetracirrus* und über die Frage nach Cytophor und Nährzellen bei einigen Cephalopoden, im besondern bei *Rossia macrosoma*, vor.

Die Untersuchungen über die Histogenese wurden an Hodenmaterial von *Sepia* und *Loligo* begonnen, das ich während meines Aufenthalts an der Zoologischen Station zu Neapel im Frühjahr 1901 konserviert hatte. Da sich die beiden Formen als ungünstig herausstellten, erhielt ich von der Neapler Station neues, zum Teil vorzüglich konserviertes Hodenmaterial verschiedener Cephalopoden, wie: *Eledone moschata*, *Scaeurgus tetracirrus* und *unicirrus*, *Octopus Defilippi* und *Rossia macrosoma.* Die Struktur und Histogenese der Samenfäden studierte ich vorzugsweise und eingehend an *Octopus Defilippi* und *Scaeurgus tetracirrus*, doch zog ich auch die andern Formen mehr oder minder zum Vergleich heran.

An *Rossia macrosoma*, *Loligo vulgaris* und *Sepia officinalis* klärte ich die Frage nach den Nährzellen auf und stellte sie, den irrtümlichen Angaben PICTETS entgegen, richtig.

Gern erfülle ich auch an dieser Stelle die angenehme Pflicht, Herrn Professor E. KORSCHELT für das Interesse und die Ratschläge, die er mir während der Arbeit zuteil werden ließ, meinen herzlichsten Dank auszusprechen. Ebenfalls bin ich den Herren Assistenten des Instituts, Herrn Dr. C. TÖNNIGES, Herrn Dr. J. MEISENHEIMER für ihre mir sehr wertvolle Unterstützung und Herrn Privatassistenten TH. SALING in Neapel für die Konservierung des Materials zu Dank verpflichtet.

Untersuchungsmethoden.

Von Fixierungsflüssigkeiten wurden verwandt HERMANNsche und die schwache FLEMMINGsche Lösung, ferner Sublimat-Alkohol und Sublimat-Alkohol mit einem Zusatz von Eisessig.

Die besten Resultate lieferten mir bei weitem die mit HERMANNscher Lösung behandelten Objekte. Zum Teil behandelte ich diese letzteren mit gutem Erfolge zur teilweisen oder gänzlichen Entfernung des Osmium mit Chlor oder mit übermangansaurem Kali. Reines Sublimat und Sublimat-Alkohol lieferte durchweg schlechte Resultate, hingegegen bewährte sich gut Sublimat-Eisessig-Alkohol.

In der HERMANNschen und FLEMMINGschen Lösung verblieben die Objekte etwa 8 Stunden bis zu einer Woche, während sie der Einwirkung von Sublimat-Alkohol-Eisessig nur 4—5 Stunden ausgesetzt wurden. In der Zusammensetzung dieser letzteren Mischung richtete ich mich nach den Angaben von v. LENHOSSÉK.

Sublimat konz. . . , ...	75 ccm
Alkohol abs.	25 ccm
Eisessig	5 ccm

Von Färbemitteln versuchte ich hauptsächlich die Eisenhämatoxylinfärbung nach den Angaben von HEIDENHAIN, sowohl allein, als auch in den verschiedensten Kombinationen mit andern Vor- und Nachfärbungen.

So benutzte ich zum Nachweis der Zentralkörper, namentlich in den jungen Spermatiden eine Vorfärbung mit Bordeauxrot, wie sie HEIDENHAIN in seiner Arbeit: »Neue Untersuchungen über die Zentralkörper und ihre Beziehungen zum Kern und Zellprotoplasma« ausführlich beschreibt. Zur Nachfärbung verwandte ich Eosin, Erythrosin, Thionin und andre Farbstoffe.

Bei richtig gehandhabtem Ausziehen in der Beize erzielte ich mit der Eisenhämatoxylinmethode hervorragende Resultate in der Darstellung der Zentralkörper, der Sphäre, des Acrosoms und endlich des Chromatins. Doch liegt die Schwierigkeit im richtigen Ausziehen, eine Kleinigkeit zu wenig oder zu viel, und es ist unmöglich die Zentralkörper klar darzustellen. Man erleichtert sich dies etwas durch sehr starkes Überfärben. Bis zu 4 Tagen ließ ich die Schnitte in dem Eisenhämatoxylin, nachdem ich sie vorher 24 Stunden gebeizt hatte.

Am schwierigsten ist das klare Darstellen des Acrosomas; dies

gelingt am leichtesten in den mit Bordeauxrot vorgefärbten Schnitten und ist es hierfür vorteilhaft die Schnitte möglichst dünn herzustellen.

Mit gutem Erfolge verwandte ich zur Klarstellung der Chromatinverhältnisse eine konzentriert wässrige Thioninlösung, doch haben diese Präparate den Nachteil, daß sie sich nicht halten und zuweilen schon nach wenigen Tagen bis Wochen ganz verblaßt sind. Frisch untersucht liefert Thionin die schönsten Kernfärbungen, die ich kenne.

Die Dicke der Schnitte betrug 2—5 μ.

Die Umwandlung der Spermatide in das Spermatozoon.

A. Octopus Defilippi.

Kurz nach Ablauf der zweiten Reifungsteilung beginnen in der Spermatide die Umwandlungsprozesse, deren Resultat der fertige Samenfaden darstellt. Ich erläutere sie an der Hand der Figuren.

Fig. 1 stellt eine Spermatide nach eben vollendeter letzter Reifungsteilung dar. Es ist eine abgerundete Zelle mit ziemlich reichlichem Cytoplasma, das eine mehr oder weniger regelmäßige Körnelung zeigt. Der annähernd zentral gelegene Zellkern ist groß und fast kugelrund; er erscheint von einem hyalinen Zellsaft erfüllt und von einem feinen Liningerüst durchzogen. Das Chromatin ist in kleinen Körnchen fast gleichmäßig über das ganze Liningerüst verteilt. Selten treten in dem Kerne Vacuolenbildungen auf, um die herum sich das Chromatin etwas dichter gesammelt hat.

Schon bei schwacher Vergrößerung läßt sich in den Spermatiden bei den meisten Färbungsmethoden ein abgerundeter, ziemlich distinkt begrenzter Körper von dunkler Färbung in dem Cytoplasma erkennen. Es ist dies, die fast in allen einschlägigen neueren Arbeiten beschriebene Sphäre — Archiplasma — Idiozom. Der letzte von Meves gebildete Name, der sich schon ziemlich eingebürgert hatte, ist von ihm in seiner neuesten Arbeit über »oligopyrene und apyrene Spermien« wieder fallen gelassen worden. Auf S. 53 schreibt Meves: »Die von den Centrosphären verschiedenen Hüllen, welche in ruhenden Samenzellen in der Umgebung der Centriolen vorhanden sind, habe ich früher als Idiozom bezeichnet. Dieser Ausdruck hat, wie ich seitdem gefunden habe, Mißstände. Unter andern den, daß man im Französischen und Englischen vielfach aus dem Idiozom ein ‚idiosome‘ gemacht hat. Ich möchte daher einer Empfehlung von Boveri, alle auf die cellulären Zentren und ihre Bestandteile bezüglichen Termini

durch Zusammensetzung mit dem Worte ‚Zentrum' zu bilden, Folge leisten und statt Idiozom nunmehr ‚Centrotheca' in Vorschlag bringen.« Wenn die Bildung Centrotheca vielleicht auch bezeichnender ist, so ist es doch heikel und führt zu Verwirrungen immer wieder neue Termini in die Wissenschaft einzuführen. Im Laufe dieser Arbeit werde ich mich infolgedessen des altgebräuchlichen Namens »Sphäre« weiter bedienen, der ja vollständig ausreichend und ohne weiteres verständlich ist.

Die Lage der Sphäre ist etwa in der Mitte zwischen Zellmembran und Kern, und wie ich vermutungsweise aussprechen möchte, wird durch sie schon jetzt der spätere vordere Pol des Kerns bezw. der Samenzelle bezeichnet.

Wie schon Niessing (1896), Meves (1896) und Lenhossék (1898), fand ich in der Eisenhämatoxylinfärbung nach Heidenhain ein vorzügliches Mittel, um sie deutlich zu machen. Sie erhält dadurch einen lichtgrauen, bis grauschwarzen Ton.

Häufig sieht man die Sphäre von einem hellen Hof mit schwacher Körnelung umgeben und gegen das Cytoplasma abgegrenzt (Figg. 2 und 3) und erhält sich dieser Hof auch noch, nachdem sich die Sphäre dem Kern angelegt hat. In älteren Stadien als Fig. 2 habe ich ihn nicht mehr wahrnehmen können. Irgend eine Differenzierung in der Sphäre, wie sie z..B. Niessing für das Meerschweinchen beschreibt, ist bei den von mir untersuchten Cephalopoden nicht vorhanden.

In unmittelbarer Nähe der Sphäre an der Zellperipherie, sieht man zuweilen mit außerordentlicher Schärfe hervortretend die Centriolen oder Zentralkörperchen. Sie sind stets in der Zweizahl vorhanden, liegen aber so dicht zusammen, daß sie den Eindruck eines einheitlichen, in der Mitte semmelförmig eingedrückten Körnchens machen.

Nur bei stärkster Vergrößerung und sorgfältigster Benutzung der Mikrometerschraube erkennt man ihre Doppelnatur. Doch sind sie auch in diesen frühsten Stadien durch einen dünnen Strang miteinander verbunden.

Auch bei den Cephalopoden zeigen sie, wie es fast einstimmig für alle andern neuerdings untersuchten Objekte berichtet wird, eine sehr große Neigung zum Eisenhämatoxylin und nehmen dadurch eine tief schwarze Färbung an.

Leider ist es mir nicht gelungen sie noch im Innern der Sphäre liegend nachzuweisen, doch hängt dieses wahrscheinlich mit der überaus starken Färbbarkeit der Sphäre zusammen. Wenn ich sie zuerst

in der Spermatide erblicke, liegen sie an der eben beschriebenen Stelle (Fig. 1).

Über ihre Lagerung ist noch zu erwähnen, daß beide zusammen stets senkrecht zur Zellperipherie stehen, daß also nur eins der Zentralkörperchen die Zellperipherie berührt, während das andre in die Zelle ragt. Ein Größenunterschied der beiden Zentralkörper ist auf diesem Stadium noch nicht nachweisbar.

Zuweilen findet man noch im Cytoplasma einen sich tief schwarz färbenden, rundlichen oder wenig gelappten Körper von differenter Größe, den ich als chromatoiden Nebenkörper ansprechen möchte. Da er durchaus nicht regelmäßig auftritt, und zu der Umbildung der Spermatide in keinem Verhältnis zu stehen scheint, sondern früh zerfällt und zugrunde geht, habe ich ihn als unwichtig und nur das Bild störend in den Figuren unberücksichtigt gelassen. Einen derartigen Körper in den Spermatiden beschreiben auch Benda (1891), Moore (1894), Niessing (1896), v. Lenhossék (1898) und Meves (1899) bei Meerschweinchen, Ratte, Maus usw. Es ist möglich, daß diese Bildungen von entsprechender Bedeutung sind, jedenfalls ist die Beschreibung, die Lenhossék gibt, sehr übereinstimmend mit meinen Befunden. Auf S. 275 schreibt er: »Die beste Anschauung von diesem Gebilde liefert die Eisenhämatoxylinmethode; der Nebenkörper nimmt damit eine tintenartige schwarze Färbung an, die er auch bei ausgedehnter Differenzierung, ähnlich wie ein Kernkörperchen, behauptet. Er tritt natürlich als schwarzer Fleck schon bei schwachen Vergrößerungen hervor und fehlt in keiner Spermatide.« In dem letzteren Punkte liegt eine Abweichung, indem er bei *Octopus* durchaus nicht regelmäßig vorhanden ist.

Weiter schreibt v. Lenhossék übereinstimmend mit meinen Befunden: »Niemals gelang es mir, Spuren einer innern Differenzierung an dem chromatoiden Nebenkörper wahrzunehmen. An den Eisenhämatoxylinbildern, an denen er als schwarzer Klecks erscheint, könnte eine solche natürlich, auch wenn sie vorhanden wäre, nicht zur Geltung kommen, aber der Körper färbt sich auch mit andern Farbstoffen und hierbei erscheint er immer ganz homogen.« Über die Herkunft des Gebildes und seine Zusammensetzung habe ich nichts erforschen können, auch sind die Literaturangaben darüber sehr spärlich und sehr different. Während er nach Moores Angaben aus ausgestoßenem Chromatin sich bilden soll, findet v. Lenhossék, daß der Nebenkörper weder zur Chromatin- noch Nucleolensubstanz Beziehung hat. Meves endlich gibt an, daß er sich bei der Ehrlich-Biondischen

Dreifachfärbung wie die Nucleolen intensiv rot färbt, und es sich somit jedenfalls nicht um eliminiertes Chromatin handelt.

Die nächsten Veränderungen, die nunmehr in der Spermatide vor sich gehen, bestehen in einer Lageveränderung der Zentralkörper zu Sphäre und Kern (Fig. 2).

Die Zentralkörper beginnen nämlich anscheinend an der Zellperipherie entlang zu wandern, behalten dabei ihre senkrechte Stellung zu der Zellmembran stets bei.

Freilich könnte man sich diese Lageveränderung der Zentralkörper auch so entstanden denken, daß die Sphäre um den Kern herumwanderte; doch scheint mir dieses weniger wahrscheinlich, da die Sphäre schon jetzt ganz in die Nähe des Kerns rückt und sich ihm weit früher anlagert als die Zentralkörperchen. Etwas absolut Bestimmtes wage ich nicht darüber zu behaupten, glaube aber auch, daß es von keiner irgendwie prinzipiellen Bedeutung ist (Fig. 2).

Das Endresultat dieser Wanderung der Zentralkörper bezw. der Sphäre oder beider ist, daß sich Sphäre und Zentralkörper an die beiden Pole des Kerns stellen.

Während dieser Wanderung hat sich das Cytoplasma nach vorn gezogen und der Kern eine stark exzentrische Lagerung angenommen. Auch dieses spricht für eine Wanderung der Zentralkörper, nicht der Sphäre.

Noch ehe die Polstellung erreicht ist, sieht man aus dem, die Zellperipherie berührenden = distalen Zentralkörper (im Gegensatz zu dem dem Kerne näher gelegenen = proximalen Zentralkörper) ein feines dunkel gefärbtes Fädchen den Achsenfaden hervorsprossen (Fig. 2).

In dem letzten Jahrzehnt haben die verschiedensten Forscher über die Entstehung des Achsenfadens recht differente Meinungen geäußert.

So läßt ihn Hermann (1889) bei der Maus aus dem gefärbten Abschnitte des Nebenkerns entstehen, während ihn Niessing (1896) bei dem gleichen Objekt aus dem hinteren Kernpole auswachsen läßt.

Eine andre Auffassung vertritt Moore (1896) bei den Elasmobranchiern, indem er seine Entstehung von der Sphäre herleitet. Freilich stehen seine Abbildungen mit der etwas unklar gefaßten Beschreibung, die er von dem Vorgang gibt, in Widerspruch, denn nach jenen sproßt der Achsenfaden aus den Zentralkörpern aus.

Die erste Beschreibung, mit welcher meine Befunde bei den

Cephalopoden übereinstimmen, gab MEVES (1897) von *Salamandra maculosa*.

Auf S. 115 äußert er sich darüber folgendermaßen: »Die Umbildungsprozesse, durch welche die Spermatiden in Samenfäden übergeführt werden, nehmen nun damit ihren Anfang, daß von dem der Zellwand anliegenden größeren der beiden Zentralkörper aus, ein feines Fädchen aus der Zelle hervorwächst. Das Fädchen stellt die erste Anlage des Achsenfadens des Schwanzes dar.«

Seinen weiteren Ausführungen über die Natur des Achsenfadens kann ich mich für das von mir untersuchte Objekt nicht anschließen. Auf S. 117 sagt er weiter: »Da der Zentralkörper, welcher seinen Ausgangspunkt bildet, unmittelbar unter der Zelloberfläche gelegen ist, könnte man glauben den Achsenfaden als einen Auswuchs des Zentralkörpers betrachten zu müssen. In den späteren Stadien zeigt sich aber auf Grund der verschiedenen Färbbarkeit deutlich, daß Achsenfaden und Zentralkörper substantiell voneinander verschieden sind. Es dürfte sich daher um einen Mitomfaden der Zellsubstanz handeln, der gleich einem Polstrahl oder Spindelfaser an dem Zentralkörper angeheftet ist, und welcher die Substanz, auf Grund deren er wächst, um den Zentralkörper herum oder vielleicht durch ihn hindurch aus der Zelle bezieht.«

In gleichem Sinne äußert sich MEVES dann später noch in seiner Arbeit »über Struktur und Histogenese der Samenfäden des Meerschweinchens«. Auf S. 384 und 385 schreibt er: »Die Frage nach der Entstehung des Schwanzfadens ist lange Gegenstand einer Kontroverse gewesen. v. KÖLLIKER (56), BRISSAND (80), BIONDI (85), BENDA (87) [bis vor kurzem (98)], FÜRST (87), G. NIESSING (89) und andre, neuerdings noch C. NIESSING (96) gaben an, daß der Schwanzfaden aus dem hinteren Teil des Kerns auf Kosten desselben auswächst. Dagegen ließen HENLE (54), v. LA VALETTE ST. GEORGE (65), MERKEL (74), SERTOLI (75), JENSEN (83) u. a. den Schwanz aus dem Cytoplasma hervorsprossen. Diese letztere Angabe ist die richtigere und nur auf Grund der neueren Befunde [MEVES (97. 1. 97. 2. und 97. 3.), v. LENHOSSÉK (97. 1. und 97. 2.), BENDA (98), SUZUKI (98)] dahin zu ergänzen, daß am Ursprungspunkt des Schwanzfadens aus der Zellsubstanz die Zentralkörper gelegen sind, welche später die Verbindung mit dem Kern vermitteln.«

Der einzige Grund, auf den MEVES diese Behauptung stützt, ist die verschiedene Färbbarkeit. Nun ist eine Differenz in der Färbung noch kein Beweis für eine substantielle Verschiedenartigkeit, und man kann diese sehr leicht auf die, durch das Auswachsen bedingte

feinere Verteilung der Zentralkörpersubstanz im Achsenfaden zurückführen, zeigt sich doch auch, daß die Zentralkörper selbst bei ihrem späteren Größerwerden, eine weniger intensive Färbbarkeit annehmen und auch untereinander in der Farbstoffaufnahme differieren, indem der sich stärker vergrößernde proximale Zentralkörper in der Regel heller erscheint.

Daß der Zentralkörper natürlich nicht aus sich heraus ein so umfangreiches Gebilde wie den Achsenfaden bilden kann, sondern Zellsubstanz dazu umarbeiten muß, ist selbstverständlich, doch berechtigt das nicht von einem Mitomfaden der Zellsubstanz zu reden; auch zu ihrer eignen Vergrößerung müssen die Zentralkörper Cytoplasma oder Kernsubstanz aufnehmen, die sie aber natürlich zu Zentralkörpersubstanz verarbeiten.

Sehr sonderbar muß es doch auch erscheinen, daß, wenn die Zentralkörper in keiner wichtigen Beziehung zu der Bildung des Achsenfadens stehen, derselbe dennoch stets an ihnen seinen Ursprung nimmt und niemals frei von ihnen irgendwo im Cytoplasma sich bildet und erst sekundär mit den Zentralkörpern in Verbindung tritt. Eine Bestätigung meiner Auffassung, daß der Achsenfaden als ein Produkt der Zentralkörper anzusehen ist, finde ich nachträglich in der soeben erschienenen neunten Lieferung von O. Hertwigs »Handbuch der vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre der Wirbeltiere«. Auf S. 197 schreibt W. Waldeyer: »Die ältere Angabe, der Achsenfaden sei ein Kernprodukt, welche auf v. Kölliker zurückgeht und neuerdings noch u. a. von Brissand (58a), Biondi (M. 2544) und C. Niessing (1c) aufrecht erhalten wurde, muß zwar endgültig aufgegeben werden; wir können indessen nur so viel Bestimmtes an deren Stelle setzen, daß die Achsenfadenbildung in inniger Verknüpfung mit dem Centrosom erfolgt.

Unentschieden ist es noch, ob der Faden eine reine Centrosombildung ist oder nur unter Mitwirkung des letzteren aus dem Protoplasma hervorgeht. Ohne von den Beziehungen zu den Zentralkörpern zu wissen, hatten schon Henle (Splanchnologie), v. la Valette St. George (250), Fr. Merkel (162), Sertoli (237) u. a. den Faden für ein Cytoplasmaprodukt erklärt. Meves faßt das so, daß er (171, S. 385) sagt, die Angaben der eben genannten Autoren seien die richtigeren, und nur dahin zu ergänzen, daß am Ursprungspunkte des Schwanzfadens aus der Zellsubstanz die Zentralkörper gelegen seien, welche später die Verbindung mit dem Kern vermittelten. Es stimmt aber damit wenig die Tatsache, daß der Faden (nach Meves)

vom hinteren Centrosom ausgeht, sobald dieses die Peripherie der Spermatide erreicht hat, vgl. die Äußerung von Meves selbst (171, S. 363/364) und Figg. 48, 49 und 50*a*. Man sollte eher erwarten, daß der Faden, wenn er eine Cytoplasmabildung wäre, schon erschiene, bevor das betreffende Centrosom an die Zellperipherie gerückt wäre.

Es kommt hinzu, daß von Meves selbst (168 und 168a) wie vor ihm schon von K. W. Zimmermann (266) an Centrosomen ruhender Zellen feine Geißelfäden beobachtet wurden, sowie, daß durch v. Lenhossék (142a) und Henneguy (115) mit guten Gründen die Ansicht verfochten wurde, es seien die Basalkörperchen der Wimperhaare in den Flimmerzellen Abkömmlinge der Centrosomen. Benda, auf dessen eingehende Darstellung (39a) verwiesen sei, hat den Beweis hierfür, so scheint mir, durch seine neuen Färbungsverfahren einwandsfrei erbracht und zugleich gezeigt, daß die Wimperwurzeln Mitochondriabildungen sind. Es kann also auch das Centrosom selbst als das Muttergebilde des Achsenfadens angesehen werden.«

Die neusten Arbeiten stimmen mit dieser Auffassung von der Entstehung des Achsenfadens vollkommen überein; nur daß sie ihn, soweit sie überhaupt darüber handeln, wie Meves aus dem Cytoplasma herleiten. So die von v. Korff über *Helix pomatia* (1899) und *Phalangista vulpina* (1901), die von Tönniges bei *Lithobius forficatus*, v. Lenhossék bei der Ratte (1897), Suzuki bei Selachiern (1898), Meves bei Meerschweinchen (1899) und bei *Paludina vivipara* und *Pygaera bucephala*.

Sehr eingehend beschreibt dieses Hervorwachsen des Achsenfadens aus den Zentralkörperchen v. Lenhossék. Auf S. 300 äußert er sich folgendermaßen: »Das Fädchen wächst wirklich aus dem Centrosom hervor, als ein Ausscheidungsprodukt dieses; das Protoplasma ist für seine Entstehung nur insoweit wichtig, als es an die Centrosomen die Stoffe abgibt, die sie zur Hervorbringung des Achsenfadens brauchen. Die Centrosomen müssen demnach mit der Fähigkeit der Assimilation ausgestattet gedacht werden, eine Forderung, die auch Heidenhain vertritt.«

Bis hierher würde sich die von mir gewonnene Anschauung mit der seinigen ungefähr decken, etwas später schränkt aber v. Lenhossék dieses wieder ein: »Um Mißverständnissen vorzubeugen, will ich nochmals hervorheben, daß daran nicht zu denken ist, daß sich die Substanz der schwarzen Körnchen unverändert in dem Faden fortsetzt; der Faden wird von einer ganz andern, blasseren Substanz

gebildet, es kann sich nur um eine Art Ausscheidungsprodukt der Centrosomen handeln.«

In den folgenden Stadien (Fig. 3) haben die Zentralkörper und die Sphären ihre polständige Lage gegenüber dem Kern eingenommen.

Die Sphäre ist näher an den Kern gerückt und der Kern hat durch ein Nach-vorn-Strömen des Cytoplasmas eine stark exzentrische Lage angenommen und ist dadurch auch den Zentralkörpern näher gekommen. Der Achsenfaden ist länger ausgewachsen.

Auch in dem Kerninnern lassen sich bereits gewisse Veränderungen erkennen, indem sich das Chromatin zu gröberen Ballen zusammengezogen hat und sich auch mehr an der Kernmembran gesammelt hat.

Nur selten gelingt es solch wohl erhaltene, isolierte Zellen zu finden, wie sie die Stadien Figg. 3—8 darstellen, meist liegen sie dicht gedrängt zusammen, und das Cytoplasma zeigt bereits den beginnenden Zerfall. Diese Abbildungen stammen alle aus einem Hoden, dessen Follikel nur mit verhältnismäßig wenigen Spermatiden und reifen Spermatozoen gefüllt war.

Man erkennt hier gut, daß das Cytoplasma nach dem hinteren Kernpol zu ein homogeneres, weniger gekörntes Aussehen zeigt.

Die nächste Veränderung besteht nun weiter darin, daß sich die Sphäre (Figg. 4 und 5) dem Kern anlagert; dabei plattet sie den Kern zuerst etwas ab und senkt sich allmählich in eine tiefer werdende Delle am vorderen Kopfpole ein.

Zu dieser Zeit rücken auch die Zentralkörper auf den Kern zu und ziehen dabei auch den Achsenfaden mit sich in den Zellleib hinein. Nur der proximale Zentralkörper berührt den Kern und senkt sich etwas in ihn ein (Figg. 5 und 6).

Die Zentralkörper bleiben bei dieser Wanderung auf den Kern zu stets in Verbindung miteinander; niemals konnte ich beobachten, daß, wie es Meves (1902) bei den eupyrenen Spermatiden von *Paludina vivipara* abbildet und beschreibt, der proximale Zentralkörper sich loslöst und dem distalen voraus auf den Kern zu rückt. Überhaupt scheint mir die Verbindung der beiden Zentralkörperchen im vorliegenden Fall eine sehr innige zu sein.

Eine aktive Beteiligung des Kerns an diesen Vorgängen habe ich bei *Octopus* nie beobachten können und muß diese entweder fehlen, oder sich in unbemerkbaren Grenzen abspielen.

Bei *Scaeurgus* ist hingegen die aktive Beteiligung des Kerns sehr deutlich, indem er dem proximalen Zentralkörper eine Spitze,

einen leichten Hügel entgegentreibt, an dem sich der proximale Zentralkörper anheftet. Bald danach wird diese Vortreibung wieder eingezogen (Figg. 2, 3 und 4, Taf. IX). Die entsprechenden Literaturangaben werde ich später bei der genaueren Besprechung dieser Vorgänge bei *Scaeurgus* berücksichtigen.

Während dieser Vorgänge zieht sich das Chromatin mehr und mehr aus der Mitte des Kopfes nach der Peripherie und lagert sich in Form kleiner Körnchen der Kernmembran an. Eine besonders starke Chromatinanhäufung findet an den beiden Kopfpolen statt. Nach Angaben von Waldeyer wurden ähnliche Chromatinanhäufungen an den Insertionsstellen der Zentralkörper und Sphäre schon von Moore und Benda konstatiert. — Während aber das Chromatin am vorderen Kopfpole sich dicht an die Kernmembran anlagert und diese verdickt, sammelt es sich an der Anheftungsstelle des Zentralkörperchens in einer großen lockeren Masse, in deren Innern schon in sehr frühem Stadium ein kleines Bläschen frei gelassen wird, das mit einer dunkel gefärbten, homogenen Flüssigkeit erfüllt erscheint (Figg. 5, 6).

Diese Chromatinanhäufung nimmt späterhin eine höchst charakteristische Ausgestaltung an und liefert reizende, zierliche Bilder.

Die nächsten bedeutenderen Umänderungen beziehen sich auf die Sphäre (Figg. 5, 6 und 7). Zuerst rundet sich die Sphäre mehr ab und nimmt etwa Kugelgestalt an, dabei erfährt sie eine beträchtliche Volumenzunahme und ragt immer weit aus dem Kern hervor. Auch jetzt zeigt sie noch ein gänzlich homogenes Aussehen. Als erste Differenzierung tritt in ihrem Mittelpunkt ein kleines scharf umgrenztes helles Bläschen auf (Fig. 7). Die Blase vergrößert sich nun rasch, verläßt ihre zentrale Stellung und lagert sich fest dem Kopfe an (Figg. 25—27). Bald hernach sieht man in dem Innern der Blase ein kleines, scharf umgrenztes Körnchen auftreten, das in Form und Farbe fast wie ein Zentralkörperchen erscheint (Figg. 28 und 8). Seine Entstehung blieb mir lange Zeit rätselhaft, bis mich Eisenhämatoxylin-Magentarotfärbungen darüber aufklärten, und es gelang mir eine ziemlich lückenlose Serie davon zu erhalten (Figg. 25—28).

Das Bläschen zeigt anfangs nach seiner Entstehung und auch noch nach Anlagerung an den Kern ein vollständig klares, gleichmäßiges Aussehen. Bald tritt von der Peripherie her ein trüber gräulicher Niederschlag auf, der sich nach dem Zentrum mehr und mehr verdichtet und allmählich in das scharf umgrenzte Körnchen übergeht, wie wir es in Fig. 8 vor uns haben.

Das Körnchen ist demnach als eine Verdichtung der Sphärensubstanz

aufzufassen. Schon an dieser Stelle möchte ich im voraus erwähnen, daß sich auch bei *Octopus* das Körnchen zum Spitzenstück = Acrosoma (v. LENHOSSÉK) umbildet.

In der Literatur finden sich zahlreiche sehr ähnliche Vorgänge beschrieben, deren wichtigste ich hier kurz erwähnen möchte.

Die eigenartigste Entstehungsweise und Bedeutung legt NIESSING (1896) bei Meerschweinchen und Ratte diesem Körnchen bei. Er läßt es durch den Zusammenfluß und Verklumpung aus zahlreichen in der Sphäre gelegenen Körnchen entstehen, die er vom Centrosom herleitet und spricht direkt vom Zentralkörper an der Spitze.

Auch MOORE (1893) gibt bei der Ratte eine ähnliche Entstehungsweise an wie NIESSING. Es sollen in der Sphäre eine größere Anzahl helle Bläschen auftreten, von denen jedes ein kleines Körnchen einschließt. Durch ihre Verschmelzung bildet sich dann schließlich das einheitliche Bläschen und Körnchen.

Eine mit meiner Darstellung bei Cephalopoden in vielen Punkten übereinstimmende Beschreibung gibt v. LENHOSSÉK (1898) für die Ratte, indem er sich in schroffen Gegensatz zu NIESSING und MOORE setzt.

Er schreibt auf S. 278: »Das erste, was man sieht, ist, daß die anfangs homogene Kugel (Sphäre) im Innern eine Differenzierung erfährt. In der Mitte des Gebildes tritt ein helles Bläschen, oder nach BENDAS Ausdruck eine zartwandige Vacuole auf.« Dann schreibt er später auf S. 280 über die Entstehung des Körnchens: »Die Entstehungsweise ist ganz eigenartig. Nicht etwa im Anschluß an etwas schon Vorhandenes entsteht es, sondern plötzlich wie durch einen Schöpfungsakt, offenbar durch eine spontane Verdichtung, Differenzierung ihrer Substanz.«

In diesem letzten Punkt weicht die Bildungsweise, wie ich gezeigt habe, etwas von der bei *Octopus* ab.

Auch was die Färbbarkeit anbelangt, stehe ich mit v. LENHOSSÉK im Gegensatz, indem er dem Körnchen eine Affinität zum Eisenhämatoxylin abspricht, während ich fand, daß es sich färberisch den Zentralkörpern gleich verhält. Noch größere Übereinstimmung zeigt die Beschreibung, die v. LENHOSSÉK in derselben Arbeit über die Sphärenveränderungen bei *Cavia cobaya* auf S. 288 gibt: »Die Veränderungen, die nun in der Sphäre Platz greifen, schließen sich in ihren ersten Stadien aufs engste an die entsprechenden Vorgänge in der Spermatidensphäre der Ratte an. Mitten in der Sphäre (Fig. 31) taucht plötzlich ein kleines rundes Bläschen auf, und in dessen Mitte

ein anfangs ganz minimales Acrosoma, das hier allerdings — abweichend von dem bei der Ratte bestehenden Verhalten — von vornherein eine große Neigung zur Schwarzfärbung bei der Eisenhämatoxylinmethode zeigt. Das Bläschen zeigt anfangs eine streng zentrale Lage, wandert aber sehr rasch an den dem Kern angrenzenden Rand der Sphäre heran (Fig. 32), wobei es mit dem Kern in Berührung tritt. Auch hier scheint mir das Acrosoma ohne Anschluß an schon vorhandene Körnchen oder dergleichen in die Erscheinung zu treten.«

Dieser Beschreibung der Sphärenumwandlung tritt MEVES in seiner Arbeit »über Struktur und Histogenese der Samenfäden des Meerschweinchens« (1899) entgegen. Er schreibt auf S. 390: »Ich bin entschieden der Ansicht, daß v. LENHOSSÉK sich hier im Irrtum befindet; die Körnchen, welche später dem Spitzenknopf ihre Entstehung geben, lassen sich, wenigstens beim Meerschweinchen, schon in den Idiozomen der Spermatocyten erster Generation nachweisen.«

In neuster Zeit gibt TÖNNIGES für *Lithobius forficatus* eine ähnliche Entstehungsweise des Spitzenstückes aus der Sphäre an.

Während sich die angegebenen Veränderungen an der Sphäre vollziehen, verhält sich die übrige Spermatide anfangs ziemlich unverändert, nur daß sich das Chromatin weiter aus dem Kerninnern zurückzieht und an den Kernpolen und überhaupt an der Membran anlagert und zugleich das übrige Kerngerüst immer undeutlicher wird und schließlich ganz verschwindet. Auch die Chromatinblase am hinteren Kernpol wird größer und tritt deutlicher hervor.

Wenn bereits das Körnchen, das ich von nun ab als Acrosom bezeichnen werde, sich gebildet hat, beginnen auch die Zentralkörperchen Umänderungen zu erfahren. Diese betreffen zuerst den proximalen, indem er etwas an Volumen zunimmt und sich auf der Kernmembran verbreitet.

Während dieser Zeit, vom Stadium der Fig. 3 ab, hat sich der Kern durch Abgabe von Kernsaft oder durch Kondensierung stetig um weniges verkleinert. Seine Form geht dabei von der Kugelgestalt in ein mäßiges Oval über. Sein hinterer Teil ist allmählich ganz von der Chromatinblase erfüllt, deren Kontur oder Membran durch festeren Aneinanderschluß und Verschmelzung der einzelnen Chromatinkörnchen immer schärfer begrenzt wird.

Zugleich buchtet sich der hinterste Kernabschnitt mit der Chromatinblase etwas hervor, und es beginnt von allen Seiten zugleich ein

Hineinwachsen einer dünnen Lamelle, die gleichfalls aus Chromatinkörnchen besteht, in die Chromatinblase. Dies Hineinwachsen und diese Einschnürung an dem hinteren Teil der Chromatinblase beginnt naturgemäß von der Peripherie her, und zwar gleichzeitig im ganzen Umfange. Auf dem Stadium der Fig. 9 erkennt man die Einschnürung bereits sehr deutlich und auch das Hineinwuchern der Chromatinlamelle ist bereits erkennbar; auf den folgenden Stadien schreitet das Wachstum der Chromatinlamelle rasch fort, bis sie sich in der Mitte vereinigt (Fig. 11). Das Resultat der Einschnürung und des Hineinwachsens der Lamelle bildet also eine dünne Chromatinplatte, durch welche die Chromatinblase in eine größere vordere und eine kleine hintere Abteilung zerlegt wird. In der Aufsicht würde die Chromatinplatte als eine dunkel tingierte, kreisrunde Scheibe erscheinen, die wahrscheinlich in der Mitte von einer kleinen Öffnung durchbrochen ist. Gleichzeitig mit den eben geschilderten Veränderungen am Kern erfahren auch das Acrosoma und die Zentralkörper bedeutende Umwandlungen; auf die der letzteren will ich zuerst eingehen.

Der proximale Zentralkörper nimmt fortgesetzt an Größe zu und breitet sich weiter auf der Membran des hinteren Kernabschnittes, der jetzt von der kleineren Abteilung der Chromatinblase gebildet wird, aus. Darauf sieht man von ihm oder von dem distalen Zentralkörper, das zu entscheiden ist unmöglich, einen Strang auswachsen, durch den der distale Zentralkörper weiter nach hinten geschoben wird. Dieser Strang hat anfangs die gleiche Färbbarkeit, wie die Zentralkörper, später färbt er sich etwas heller, nachdem er an Größe zugenommen hat.

Der Verbindungsstrang wächst weiter aus und schiebt den distalen Zentralkörper stets weiter nach hinten, bis er die hintere Zellmembran erreicht hat. Auf dieser heftet er sich fest, und nun beginnt auch er zu wachsen und seine Gestalt umzuändern, indem er sich auch auf der Zellmembran ausbreitet.

Gerade in den letzten Jahren ist durch Meves und andre Forscher die Umwandlung und der Verbleib der Zentralkörper genau erforscht, und es haben sich bei den verschiedensten Tiergruppen die weitgehendsten Übereinstimmungen herausgestellt. Auch bei den Cephalopoden, die bisher in spermatogenetischer Beziehung sehr stiefmütterlich behandelt sind, habe ich sehr ähnliche Vorgänge konstatieren können. Weiter unten werde ich, nachdem ich erst die weiteren Schicksale der Zentralkörper bei *Octopus* beschrieben habe, näher auf die Literaturangaben eingehen. Kehren wir erst zurück

zur Betrachtung des weiteren Schicksals des Acrosoms, des Bläschens und der Sphäre.

Das Körnchen nimmt etwas an Volumen zu, und bald (Fig. 9) sieht man von ihm ein Stäbchen nach unten, nach dem Kern zu, auswachsen.

Gleichzeitig vergrößert sich das Bläschen auch noch weiter und beginnt in die Länge zu wachsen. Dadurch löst es den Kontakt der Sphäre mit dem Kern und schiebt sie vor sich her. Die Sphäre sitzt nun dem Bläschen in Form einer Mütze auf. Anscheinend hat dieser Teil der Sphäre damit seine Aufgabe erfüllt und für die weitere Ausbildung des Spermatozoons keine Bedeutung. Jedenfalls fängt er jetzt an Spuren von Regeneration zu zeigen. Seine Konturen werden undeutlich und er nimmt eine mehr unregelmäßige, zuweilen leicht gelappte Form an und wird meistens, etwa auf dem Stadium der Fig. 16, abgestoßen. Man sieht ihn dann noch eine Zeitlang neben dem inzwischen sehr lang gewordenen Bläschen im Cytoplasma liegen, wo er dann allmählich in Zerfall übergeht und spurlos verschwindet. In seltenen Fällen bleibt er noch in älteren Stadien mit dem Bläschen in Verbindung und geht so in Zerfall über.

Das vom Acrosom aussprossende Zäpfchen nimmt schnell an Länge zu und erreicht bald die Kernmembran (Fig. 10). Zugleich damit rückt das Körnchen nach der entgegengesetzten Seite, bis es die äußerste Spitze des Bläschens erreicht hat, und lagert sich hier an der Berührungsstelle mit der Sphäre an. Bei *Octopus* habe ich es von diesem Stadium ab nicht mehr nachweisen können. Wahrscheinlich ist daran die sich sehr dunkel färbende Sphäre schuld. Denn bei *Scaeurgus*, bei welcher Form sich die Sphäre weniger intensiv färbt, gelang es mir sehr leicht, es mit Deutlichkeit nachzuweisen (Fig. 10, Taf. IX). Jedoch liegt auch die Möglichkeit vor, daß sich das Körnchen verschmälert und nunmehr ganz allmählich in das Zäpfchen übergeht. Fig. 11 scheint für diese letzte Auffassung zu sprechen.

Nachdem das Zäpfchen die Kernmembran erreicht hat, schiebt es sie beim Weiterwachsen erst etwas vor sich her und bricht dann durch sie hindurch ins Innere des Kopfes (Figg. 10—11). Um gleich an dieser Stelle die weiteren Entwicklungsvorgänge des Zäpfchens, oder, wie ich es in Zukunft bezeichnen möchte, des »Achsenstabes« vorweg zu nehmen, will ich bemerken, daß er in seinem Auswachsen und damit weiteren Vordringen in das Innere des Kerns rasch fortfährt. Zunächst erreicht er die Chromatinblase, und nun dringt der

Achsenstab, teilweise durch eignes Wachstum, teilweise aber auch durch ein Entgegenwachsen der Chromatinblase, auch in deren Inneres ein (Figg. 13, 14). Auch damit hat der Achsenstab noch nicht sein ersehntes Ziel erreicht, sondern dringt stetig weiter vor. Er durchwächst die vordere Abteilung der Chromatinblase und stößt gegen die Chromatinplatte. Dann durchdringt er auch diese. Endlich durchwächst der Achsenstab noch die hintere Abteilung der Chromatinblase, und vereinigt sich mit seinem Endziel, dem proximalen Zentralkörper, mit dem er sich scheinbar fest verbindet.

Eine bestimmte Vermutung über die theoretische Bedeutung dieses Achsenstabes auszusprechen ist gewiß nicht leicht, und eine Gewißheit über seine Funktion zu erlangen wohl noch unmöglich, doch will ich wenigstens einer Ansicht Ausdruck geben, die freilich nicht mehr Bedeutung hat, als eine auf einige Wahrscheinlichkeitsgründe gestützte persönliche Meinung.

Fast einstimmig schreiben die Autoren, die in den letzten Jahren über Zellteilungsvorgänge gearbeitet haben, wie BENDA, BOVERI, HERMANN, v. LENHOSSÉK, NIESSING, RAWITZ u. a. den Centrosomenzentralkörpern eine wichtige Rolle zu, da die Strahlensysteme des Cytoplasmas und die Spindelfasern sie als Mittelpunkt haben.

Man betrachtet die Zentralkörper gewissermaßen als das kinetische Zentrum der Zelle, wenn man freilich auch noch keine Spur einer Gewißheit hat, worin diese hypothetischen Kräfte bestehen, ob sie chemischer oder physikalischer Natur sind. Das kommt ja aber auch erst in zweiter Linie in Betracht. Soviel ist jedenfalls sicher, daß es in der Tat eine ganze Reihe von Gründen, und zwar recht gewichtigen Gründen gibt, die uns die Zentralkörper mit einer spezifischen Kraft ausgestattet erscheinen lassen.

Auch in der Spermatide nehmen wichtige Zellorgane, der Achsenfaden, in ihnen seinen Ursprung, auch sehen wir sie da noch anscheinend sehr selbständige Bewegungen und Wanderungen ausführen.

Sehr an Wahrscheinlichkeit hat diese Frage gewonnen durch die Untersuchungen von K. PETER (1899). Er konnte an Spermatozoen vom Frosch nachweisen, daß die Geißel in Tätigkeit bleibt, wenn sie mit dem Endknöpfchen = Zentralkörperchen abgerissen wird, ohne dieses aber nicht mehr schlägt.

Gegenteilige Befunde teilt freilich MEVES in seiner Arbeit »über Struktur und Histogenese der Samenfäden des Meerschweinchens«, mit (1899). Auf S. 382 gibt er davon die nachfolgende Beschreibung:

»Ich habe mich bemüht, über die Frage, ob von den Zentralkörpern Impulse ausgehen, Aufschluß zu bekommen, indem ich lebende Samenfäden zerschnitt und untersuchte, ob die von den Zentralkörpern abgetrennten Schwanzteile noch Bewegungen zeigten. Ich verfuhr dabei in der Weise, daß ich Sperma aus dem Nebenhoden oder Vas deferens in ein kleines Tröpfchen physiologischer Kochsalzlösung auf den Objektträger brachte, ein scharfes Skalpell mit gebogener Schneide aufsetzte und damit wiegende Bewegungen ausführte. Es gelingt auf diese Weise leicht, eine Anzahl Samenfäden in Stücke zu zerschneiden.

Bei Samenfäden von Säugetieren (Maus) vermochte ich nun bei keinem meiner allerdings nicht sehr zahlreichen Versuche Bewegungen der abgetrennten Schwanzteile wahrzunehmen. Natürlich ist dies kein Beweis dafür, daß die Zentralkörper tatsächlich »dynamische Bedeutung« haben. Vielmehr kann der durch das Durchschneiden bewirkte Eingriff zu stark sein, so daß infolgedessen die Bewegung sistiert.

Mit mehr Erfolg habe ich an Samenfäden des Salamanders experimentiert. Bei diesen ist die Geißel selbst unbeweglich, trägt aber an der einen Seite einen mit einem Randfaden versehenen Flossensaum, welcher von vorn nach hinten fortschreitende, undulierende Bewegung zeigt. Die Bewegung wird durch Kontraktionen des Randfadens bewirkt, welcher letztere dem Achsenfaden der Säugetierspermien homolog ist (Ballowitz, 90. 1).

Wenn man nun Samenfäden von *Salamandra* hinter dem Mittelstück durchschnitten hat, so sieht man, daß die undulierende Membran des hinteren Teilstücks ihre Bewegung unverändert beibehält. Dieselbe schreitet von der Durchschneidungsstelle nach hinten fort und sistiert häufig nicht eher, als wie die Bewegung im Präparat überhaupt sistiert. Daraus geht hervor, daß das sog. Mittelstück des Salamander-Samenfadens, welches sich, wie wir gesehen haben, aus dem proximalen stark herausgewachsenen Zentralkörper und der Hälfte des distalen zusammensetzt, für das Zustandekommen der Bewegungen ohne Bedeutung ist.

Jedoch könnte man, um die Hypothese von der angeblichen »dynamischen Bedeutung« der Zentralkörper aufrecht zu erhalten, gegen die Beweiskraft dieses Versuches noch einen Einwand erheben; daß nämlich den hinter dem Mittelstück abgetrennten hinteren Hälften der Samenfäden noch ein Zentralkörper, die dislozierte Ringhälfte an der Grenze zwischen Hauptstück und Endstück, an-

sitzt, von welcher möglicherweise Impulse ausgehen könnten. Dieser Einwand wird nun aber dadurch hinfällig, daß es mir wiederholt gelungen ist, das sog. Endstück des Salamander-Samenfadens mehr oder weniger weit hinter seinem Anfang abzuschneiden, ohne daß auch der Flossensaum dieses Abschnittes seine Bewegung eingebüßt hätte.

Auf Grund dieser Versuche muß ich demnach eine dynamische Bedeutung der Zentralkörper entschieden in Abrede nehmen.«

Selbst wenn diese Beobachtungen als einwandsfrei anzusehen wären, was nach den gegenteiligen Befunden von PETER und andern nicht der Fall ist, so würden sie dennoch nichts gegen die dynamische Bedeutung der Zentralkörperchen beweisen. Das einzige, was MEVES Versuche beweisen, ist, daß der Achsenfaden, respektive der Randfaden, in einigen Fällen eine eigne, von dem Zentralkörperchen unabhängige Kontraktionsfähigkeit besitzen kann.

Eine ähnliche Anschauung vertreten KORSCHELT und HEIDER im Lehrbuch der Entwicklungsgeschichte. Indem sie die unabhängige Kontraktionsfähigkeit des Schwanzes als möglich anerkennen, schreiben sie den Centrosomen eine mehr regulierende Wirksamkeit zu. Noch entschiedener tritt W. WALDEYER im Anschluß an BENDAS Untersuchungen für die motorische Wirksamkeit der Centrosomen ein. WALDEYER hält die bisher angestellten Versuche mit abgeschnittenen Geißeln, die sich selbständig weiter bewegten, als nicht in beweiskräftiger Weise durchgeführt, da man nicht bestimmt sagen kann, ob das Verbindungsstück vollständig von dem beweglich gebliebenen Geißelrest abgetrennt worden war.

Das wichtigste ist jedoch für meinen Zweck die Beobachtung der Bewegung beim lebenden Spermatozoon. Man wählt dazu am besten Spermatozoen mit verhältnismäßig langen Köpfchen. Ich benutzte *Rana* und *Helix*, da mir *Octopus* leider lebend nicht zu Gebote stand.

Man erkennt daran leicht, namentlich wenn man die Bewegung durch Auflegen eines Deckglases und leichten Druck verlangsamt, daß sich Kopf und Schwanz in schlängelnden, gleichsam wellenförmigen Schwingungen bewegen, und daß die beiden Bewegungsrichtungen ihren Ausgangspunkt vom Mittelstück = Zentralkörpern nehmen. Das heißt die Welle beginnt für Kopf und Schwanz am Mittelstück, und fließt einerseits nach vorn, nach dem Spitzenstück, anderseits nach hinten, nach dem Schwanzende zu.

Nun glaube ich, daß sowohl der Achsenstab, wie der Achsen-

faden eine feste Verbindung herstellen soll, von den Zentralkörpern aus durch das ganze Spermatozoon vom Spitzenstück bis zum äußersten Schwanzende.

Demnach wären Achsenstab und -faden mechanische oder nervöse Elemente zur Übertragung oder Leitung der Bewegung.

Ich bin der festen Überzeugung, daß der Achsenstab von viel allgemeinerer Verbreitung ist, als es heute bekannt ist. Ich konnte ihn bei allen bisher von mir genauer untersuchten Spermatozoen nachweisen, bei *Unio*, *Octopus*, *Scaeurgus*, *Sepia*, *Rossia*, *Loligo*, doch ist er nicht bei allen Formen mit gleicher Deutlichkeit nachzuweisen.

Am besten läßt er sich mit Heidenhains Eisenhämatoxylin darstellen, doch ist ein sehr sorgfältiges Differenzieren Vorbedingung dazu. Eine Wasserimmersion leistete mir dabei gute Dienste.

Auf älteren Stadien nimmt der Achsenstab ziemlich bedeutend an Umfang zu. Fig. 21 zeigt ihn an einem nahezu reifen Spermatozoon bei starker Vergrößerung. Diese Zeichnung ist nach einem Sublimatpräparat hergestellt. Das Spermatozoon ist ziemlich stark aufgequollen und tritt der Achsenstab dadurch deutlicher hervor.

An Querschnitten durch ältere Spermatozoenköpfe erkennt man, daß man es mit einem recht komplizierten Gebilde zu tun hat. Fig. 24 zeigt einen solchen Querschnitt eines Kopfes bei starker Vergrößerung. Es ist dies ein Spermatozoon etwa auf dem Stadium der Fig. 19. Außen um den Kopf herum erblickt man die spärlichen Reste des Cytoplasmabelages, welcher der deutlich hervortretenden Chromatinmembran des Kopfes aufgelagert ist. Darauf folgt nach innen zu der homogene ziemlich helle Kernsaft. Die Mitte des Kopfes wird endlich von dem Achsenstab eingenommen, der sich hier auf dem Querschnitt als ein dunkel konturierter Ring, angefüllt mit einer helleren homogenen Substanz, darstellt. Auf Fig. 23, einem Querschnitt, der etwa dem Stadium der Fig. 13 oder 14 entspricht, ist der Achsenstab noch von weit geringerem Durchmesser und ein vollständig einheitliches Gebilde und eine Differenzierung in Außen- und Innenschicht noch nicht erkennbar. Mit seinem Längswachstum geht demnach ein Dickenwachstum Hand in Hand. Gleichzeitig verliert er mit zunehmendem Alter den Charakter eines einfachen Stabes, und bildet sich zu einem Zylinder oder einer Röhre um, deren Inneres von einer homogenen dunkel gefärbten Flüssigkeit erfüllt wird. Ich meine, man hat das so aufzufassen, daß der äußere Zylinder direkt aus der Achsenstabsubstanz hervorgegangen ist, während die hellere Substanz aus aufgenommenem Kernsaft besteht.

Die Frage, wozu dieses geschieht, ist, wenn man die hier geforderte mechanische Funktion des Achsenstabes zugesteht, leicht zu begreifen, indem eine Röhre von der gleichen Menge eines Materials eine größere Festigkeit besitzt, als ein massiver Stab.

Eine Beobachtung von Tönniges möchte ich an dieser Stelle noch einfügen, die auch dazu beiträgt, den Sitz der motorischen Kraft im Mittelstück zu suchen. Er fand nämlich, daß bei den Spermatozoen von *Lithobius forficatus*, deren Kopf im ausgebildeten Zustand eine spiralige Drehung aufweist, diese Drehung nicht, wie man vermuten sollte, von der dünnen, wenig widerstandsfähigen Spitze beginnt und sich nach dem Hinterende des Kopfes fortsetzt. Nein im Gegenteil: die Drehung beginnt vom Mittelstück aus an der breitesten Stelle des Kopfes und schreitet von dort allmählich nach der Spitze vor.

Bei Durchsicht der Literatur fand ich bezüglich des Achsenstabes nur sehr dürftige Angaben. Die einzig eingehende Darstellung findet sich in der noch unveröffentlichten, in dem Lehrbuche von Korschelt und Heider eingehend geschilderten Arbeit von Tönniges über die Spermatogenese bei *Lithobius forficatus*.

Die Art der Entstehung des Achsenstabes stellt Tönniges von mir sehr abweichend dar: In jungen Spermatiden, deren Kopf bereits eine längliche Form angenommen hat, sieht man in seinem Innern eine eigentümliche Sonderung in einen zentralen und peripheren Teil auftreten (vgl. Lehrbuch der vergl. Entw. der wirbellosen Tiere von Korschelt und Heider. Fig. 317 *B*, *D*, *F*, *G*, *H*, *I*, *K*, *M*; Fig. 318 *A*).

Während der periphere Teil eine dunkle, gekörnelte Beschaffenheit zeigt, sieht die zentrale Partie hell und homogen aus. Scharf begrenzt setzt sie sich von dem peripheren Teil (Fig. 317 *D*) ab. Dieser zentrale Teil verdichtet sich immer mehr und streckt sich stark in die Länge, zugleich nimmt er eine intensivere Färbung an. Das Resultat dieser Längsstreckung ist, daß der zentrale Teil sich zu einem feinen dunklen Faden umwandelt, der einerseits sich an der Basis des Spitzenstücks, anderseits an dem, von Tönniges sogenannten Endknöpfchen = proximalen Zentralkörper anheftet; also nun gleichfalls den ganzen Kopf als ein zentraler Faden durchzieht.

Die älteren Stadien Figg. 317 *M* und 318 *A* geben typisch den gleichen Eindruck wie meine Figg. 16, 17, 18.

Mag nun auch diese große Abweichung in der Entstehungsweise des Achsenstabes sehr auffällig erscheinen, so liegt ein prinzipielles Bedenken dagegen nicht vor. Im Gegenteil scheint mir dieses zu

zeigen, daß es sich hier um ein für das Spermatozoon sehr wichtiges Organ (vielleicht ist die Bezeichnung Organ zu weit umfassend) oder Gebilde handelt, das auf die Weise herangezüchtet und ausgebildet wird, wie es für die betreffende Art am leichtesten ist.

Man kann ja mit Leichtigkeit eine Fülle von parallelen Beispielen anführen. Worin die Bedeutung des Achsenstabes besteht, habe ich ja vorhin zu zeigen versucht.

Ich muß hier noch hinweisen auf die Arbeit von BALLOWITZ, über die Spermatozoen der Insekten: I. Coleopteren (1899). Bei *Morimus* und andern beschreibt BALLOWITZ und bildet ab einen sogenannten »zentralen Innenkörper«, der den Kopf des Spermatozoons durchsetzt und als eine direkte Fortsetzung des Spitzenstücks erschien. Dieser Körper erweist sich als sehr resistent und läßt sich durch Mazeration isolieren. Die Bildungsweise ist leider bisher nicht beobachtet worden. Hier scheinen mir ähnliche Verhältnisse vorzuliegen wie bei *Octopus*.

Ein dem Achsenstab vielleicht entsprechendes Gebilde kommt auch bei *Bombinator* vor. BROMAN gibt davon etwa folgende Darstellung: »Unmittelbar nachdem vom distalen Zentralkörper der Achsenfaden ausgewachsen ist, werden die Zentralkörper zusammen mit dem sie umgebenden Idiozom gegen den Kern verlagert. An der einen Seite des Idiozoms entsteht eine kleine Vacuole, die sich allmählich vergrößert, während die Idiozomsubstanz gleichzeitig kleiner wird. Endlich lagert sich das Idiozombläschen mit dem ihm ansitzenden Idiozomrest, welcher die Zentralkörper enthält, dem Kern an; die Zentralkörper treten in unmittelbare Verbindung mit der Kernwand. Nachdem das Idiozombläschen sich mit dem Kern verbunden hat, setzt der intracelluläre Teil des Achsenfadens sein Wachstum fort und wird zugleich dicker und wohl auch steifer. Währenddessen rotiert der Kern um seinen Mittelpunkt so, daß die Anheftungsstelle des Schwanzfadens, welche anfangs der Austrittsstelle benachbart war, ihr nun gegenüber zu liegen kommt. Auf einem Stadium, wenn diese Kernrotation etwa zur Hälfte vollführt ist, wächst von der Anheftungsstelle des Idiozombläschens ein Stab mitten durch den Kern hindurch nach hinten. Dieser Stab ist die Anlage des Spießes. Es scheint, als zwänge er durch sein Längenwachstum den bisher runden Kern, sich zum Spermienkopf zu verlängern.«

Der wichtigste Unterschied zwischen diesem Stab und dem Achsenstab bei *Octopus* liegt wohl darin, daß er in keine Verbindung mit den Zentralkörpern tritt.

Wenden wir uns wieder nach diesen Ausführungen zurück zu den Zentralkörpern und den andern Zellelementen, und verfolgen wir auch ihre weiteren Umwandlungen und Schicksale.

Das Chromatin hat sich zunächst vollständig aus dem Kerninnern zurückgezogen und an der Kernmembran, wie an der Membran der Chromatinblase gesammelt (Fig. 11). Zunächst liegt es nur locker den Membranen an, daß man die einzelnen Chromatinkörnchen noch unterscheiden kann. Es lagert sich immer fester an, die Körnchen verklumpen miteinander und es bildet sich eine vollständig scharfe Grenze aus (Fig. 12). Gleichzeitig beginnt der Kopf sich in die Länge zu strecken.

Die Zentralkörper verließen wir auf dem Stadium der Fig. 12. Sie haben da mit dem Verbindungsstrang die Form einer römischen I. Der proximale hat sich auf der Kernmembran verbreitet, während der distale sich auf der hinteren Zellperipherie zu einer kleinen Scheibe umgewandelt hat. Das Cytoplasma hat sich beständig weiter nach vorn gezogen und zeigt da immer deutlicher die Spuren des Zerfalls, nach hinten zu ist es fast homogen geworden.

Zu dieser Zeit sieht man an den peripheren Teilen der hinteren vorgebuchteten Abteilung der Chromatinblase zwei feine Membranen auftreten, die länger werden und sich an der Zellmembran zu seiten des distalen Zentralkörpers anheften, ohne vorläufig mit ihm in Kontakt zu treten. Man hat diese beiden auswachsenden Membranen nicht als zwei getrennte Bildungen aufzufassen, sondern als die Seitenkonturen eines Zylinders.

Die Zentralkörper nehmen weiter an Größe zu und verbreitern sich mehr und mehr, bis schließlich der distale mit dem Zylinder in Kontakt tritt und sich mit ihm fest und dauernd verbindet, und bis der proximale über das ganze hintere Kernende reicht und es abschließt. Der proximale Zentralkörper nimmt zugleich an Dicke erheblich zu. Die Zentralkörper bilden jetzt also zwei runde Scheiben, die in der Mitte durch den Verbindungsstrang und an der Peripherie durch den Zylinder verbunden sind (Fig. 16).

Ob dieser Zylinder eine cytoplasmatische Ausscheidung ist, oder direkt vom Kern ausgewachsen, wage ich nicht zu entscheiden, doch neige ich der ersten Auffassung zu.

Bevor ich auf die Literatur eingehe, will ich die weiteren Umwandlungen der Zentralkörper und des Zylinders zu Ende führen.

Mit dem Längerwerden des Kopfes geht auch eine Verlängerung

des Verbindungsstranges und des Zylinders Hand in Hand, wodurch die Zentralkörper weiter voneinander entfernt werden. Der distale Zentralkörper nimmt, wie schon erwähnt, an Dicke zu und treibt an der Kernmembran hinauf kurze Fortsätze (Figg. 17, 20 und 21), so daß er eine etwa flach napfförmige Gestalt erhält. Damit ist seine Ausbildung beendet. Viel weiter gehende Umwandlungen erfährt der distale Zentralkörper. Aus der Mitte der Scheibe sieht man ein rundes Knöpfchen sich losschnüren, welches durch weiteres sehr intensives Auswachsen des Verbindungsstranges weit nach hinten geschoben wird. An diesem Endknöpfchen, wie man es bezeichnen kann, sitzt der Achsenfaden fest. Der distale Zentralkörper ist demnach in einen Ring und ein Endknöpfchen zerfallen.

Die Strecke am Spermatozoon vom proximalen Zentralkörper bis zum Endknöpfchen des distalen, dürfte man wohl mit Recht als Mittelstück auffassen.

Vergleicht man die einschlagende Literatur der letzten Jahre, so findet man in ihrer großen Fülle, daß fast bei allen Tiergruppen, die eingehender untersucht sind, sich sehr ähnliche Vorgänge in betreff der Zentralkörper finden.

Die größte Übereinstimmung weisen die von mir geschilderten Vorgänge mit den Befunden von v. KORFF bei *Phalangista vulpina* (1901) auf. Die Zentralkörper besitzen auch hier die typische Doppelkörnchenform. Sie lagern sich mit dem proximalen dem Kerne an und dieser senkt sich etwas in den Kern ein. Aus dem distalen Zentralkörper ist ein feiner Achsenfaden ausgesproßt. Bereits auf dem Wege zum Kern wandelt sich der distale Zentralkörper in eine leicht konkave Scheibe um. Aus der Mitte dieser Scheibe schnürt sich nach dem Kern zu ein kleiner Knopf los. Der Achsenfaden tritt dann durch den Ring hindurch mit dem distalen Zentralkörperknopf in Verbindung.

Im weiteren Verlauf der Entwicklung streckt sich der proximale Zentralkörper in der Richtung des Achsenfadens in die Länge und schnürt sich in zwei Knöpfe durch, die zunächst gleiches Volumen haben und zusammen liegen bleiben. Der dem Kern anliegende proximale Zentralkörperknopf nimmt nun stark an Volumen ab, während der andre von ihm abrückt und sich dicht an den distalen Zentralkörperknopf anlegt. Während dieser Vorgänge wandert der distale Zentralkörperring am Achsenfaden entlang nach hinten, bis er die Grenze zwischen Verbindungs- und Hauptstück des Schwanzfadens und damit sein definitives Ziel erreicht hat. Zwischen dem distalen

Zentralkörperring und Knopf bildet sich die Mitochondrienhülle aus und inseriert an ihnen.

Man sieht, die Ähnlichkeit dieser Vorgänge ist, trotz mancher Abweichung bei denen von *Octopus*, sehr groß. Die hauptsächlichsten Differenzen bestehen in der Wanderung des distalen Zentralkörperringes, in dem Zerfall des proximalen Zentralkörpers in zwei Körnchen und in dem Auftreten der Mitochondrienhülle zwischen dem distalen Zentralkörperring und Knopf.

Ob man diese Mitochondrienhülle mit dem von mir beschriebenen Zylinder, zur besseren Charakterisierung kann man ihn »Mittelstückzylinder« nennen, vergleichen darf, scheint mir sehr unwahrscheinlich. Die Genese ist total verschieden. Während der Mittelstückzylinder vom hinteren Kernende aussproßt, bildet sich die Mitochondrienhülle durch den Zusammenschluß zahlreicher Körnchen. Auch ist von einer spiraligen Struktur beim Mittelstückzylinder keine Rede. Eher, glaube ich, könnte man ihn mit der Schwanzmanschette vergleichen, was die Art seiner Entstehung betrifft, der gewichtige Unterschied ist aber der, daß die Schwanzmanschette nur ein schnell vergängliches Gebilde darstellt, während der Mittelstückzylinder ein Dauerorgan des Spermatozoons ist.

Im Prinzip gleiche, in Einzelheiten jedoch abweichende Veränderungen der Zentralkörper werden noch von zahlreichen Autoren für die verschiedensten Objekte gegeben. Es genügt, wenn ich die wichtigsten hier nenne, ohne näher auf sie einzugehen: MEVES bei *Salamandra maculosa* (1897), bei *Cavia cobaya* (1899), SUZUKI und HERMANN bei Selachiern (1899) und (1897), v. LENHOSSÉK bei der Ratte (1898), v. KORFF bei *Helix*. Eine sehr eingehende Darstellung und recht vollständige Übersicht über die Literatur findet sich in KORSCHELT und HEIDER: »Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere«, Allgemeiner Teil.

Es bleibt uns nur noch übrig die weitere Entwicklung der Chromatinblase, des Sphärenbläschens und die Umgestaltung des Kopfes überhaupt zu Ende zu führen.

Wir verließen diese Gebilde auf dem Stadium der Fig. 11. Das Chromatin hat sich vollständig aus dem Kerninnern zurückgezogen und an den Membranen des Kernes und der Chromatinblase gesammelt und bildet breite, scharf abgegrenzte Konturen.

Der Kern beginnt nun sich sehr stark in die Länge zu strecken und natürlich gleichzeitig zu verschmälern. Mit ihm zugleich streckt sich die Chromatinblase in die Länge und nimmt dabei stark an

Volumen zu. Es tritt nun an ihr eine sehr merkwürdige Erscheinung auf. Wir sehen von ihrer gesamten Membran aus von hinten nach vorn fortschreitend in regelmäßigen Abständen feine Chromatinstäbchen auswachsen, in der Richtung auf die Kernmembran zu und sich mit ihr verbinden.

Der Kern verlängert und verschmälert sich mehr und mehr und immer weiter vergrößert und verlängert sich die Chromatinblase. Dabei beginnt nun die Kern- und Chromatinblasenmembran von hinten nach vorn fortschreitend miteinander zu verschmelzen, so daß der gesamte hintere Teil des Kopfes jetzt von der Chromatinblase erfüllt wird (Figg. 14, 15).

Unterdessen beginnt auch die Einschnürung am hinteren Kopfende, die von der hinteren Abteilung der Chromatinblase gebildet wird, undeutlicher zu werden, und die Chromatinplatte, welche die beiden Abteilungen der Chromatinblase voneinander trennt, beginnt zu schwinden. Zuerst wird sie in der Mitte dünner, und es entsteht daselbst eine sich weiter vergrößernde Öffnung (Figg. 16, 17). Zuletzt erkennt man nur noch kurze Wülste, die von der Peripherie ins Innere ragen, bis auch die verloren gehen, so daß die Chromatinblase nun ein einheitliches, ununterbrochenes Gebilde darstellt. Die Chromatinblase wächst in dem Kopf stetig weiter nach vorn, bis auch der vordere Teil ihrer Membran mit der vorderen Kopfmembran sich vereinigt und verschmilzt, wodurch eine breite Chromatinmasse am Vorderende entsteht. Dann verschmelzen noch die Membranen vollständig miteinander, so daß jetzt der gesamte Kopf von der Chromatinblase eingenommen wird (Figg. 16, 17).

Mit diesem Längswachstum des Kopfes Hand in Hand geht das des Sphärenbläschens. Mit diesem wächst zugleich, wie weiter unten ausgeführt ist, der Achsenstab weiter nach vorn.

Auf dem Stadium der Figg. 10 und 11 erscheint das Sphärenbläschen als ein fast rundes Gebilde, das dem Kopfe nur wenig eingesenkt ist. Von den folgenden Stadien ab beginnt es ein starkes Wachstum zu zeigen, indem es zuerst in ein keulenförmiges Gebilde übergeht, dabei senkt es sich tiefer in den Kopf ein. An dieser tieferen Einsenkung nimmt auch der Kopf aktiven Anteil, indem seine Chromatinmembran an den Wandungen des Bläschens in die Höhe wächst (Figg. 15—18), danach möchte ich W. Flemming und Hermann zustimmen, die dem Kern und speziell der Kernmembran eine Beteiligung am Aufbau des Spitzenstückes zuschreiben.

Das Bläschen verlängert sich mehr und mehr, die keulenförmige

Verdickung an seinem Vorderende verliert sich und es bildet nun ein erheblich langes spitz zulaufendes Gebilde. Über das Schicksal, dem die Sphäre selbst verfällt, habe ich bereits vorher gesprochen. Etwa auf dem Stadium der Fig. 15, manchmal früher, manchmal auch etwas später wird sie abgestoßen und verfällt der Auflösung. Die Wandungen des Bläschens beginnen sich nun von vorn nach hinten fortschreitend dicht an den Achsenstab anzulagern und bilden nunmehr mit ihm gewissermaßen ein einheitliches Gebilde, das Spitzenstück.

An der Einsenkungsstelle bleibt, soweit sich die Chromatinmembran des Kerns hinauf erstreckt, am längsten eine Auftreibung sichtbar (Figg. 17—19), bis auch diese verschwindet. Von diesem Stadium ab beginnt die bis dahin durch ihre tief schwarze Färbung scharf hervortretende Chromatinmembran an Färbbarkeit abzunehmen und undeutlicher zu werden, bis sie endlich auf dem älteren Stadium (Fig. 20) überhaupt nicht mehr sichtbar ist.

Der Kern stellt nunmehr ein sehr langes fadenförmiges Gebilde von ganz homogener Beschaffenheit dar, und man kann nicht mehr sagen, wie weit das Spitzenstück zu rechnen ist und wo der eigentliche Kopf anfängt.

Fig. 20 stellt das älteste Spermatozoenstadium dar, das sich im Hoden findet.

In letzter Stunde wurde mir noch Gelegenheit reife Spermatozoen, aus Spermatophoren entnommen, an Strichpräparaten zu untersuchen. Die Präparate, welche ich der Freundlichkeit des leider so plötzlich verstorbenen Herrn Dr. GOETZ verdanke, waren über Osmiumdampf konserviert.

Um es gleich vorweg zu nehmen, es bestätigte sich meine Vermutung, daß die Spermatozoen bereits im Hoden nahezu die Reife erlangen und die Veränderungen im Spermatophor ganz geringfügiger Natur sind.

Fig. 29 stellt ein Spermatozoon nach Färbung mit HEIDENHAINschem Eisenhämatoxylin und kurzer nachfolgender Differenzierung in der Beize dar. Der Kopf zeigt eine völlig gleichmäßige Tingierung. Die Zentralkörperprodukte sind nur undeutlich zu erkennen. Dagegen tritt das Spitzenstück respektive der vorderste Teil des Achsenstabes und die Konturen des Sphärenbläschens mit großer Schärfe hervor. Im Kopfe selbst kann man der dunklen Färbung wegen den Verlauf des Achsenfadens nicht verfolgen. In diesem Alter besitzt der Achsenstab im Vergleich zu früher eine noch geringere Fähigkeit den Farbstoff zu halten, so daß bei etwas längerer Einwirkung der

Beize er auch in seinem vordersten Teil nicht mehr sichtbar ist, während die Konturen des Sphärenbläschens deutlich zu erkennen bleiben.

Um die Zentralkörperabkömmlinge deutlich zu machen, mußte vor der Färbung das Osmium entfernt werden. Dieses geschieht in leichter Weise mit Hilfe einer schwachen wäßrigen Lösung von übermangansaurem Kalium. Es ergab sich, daß auch hier die Veränderungen gegenüber den Spermatozoen aus dem Hoden nur unwesentlicher Art sind und lediglich in einer weiteren Längsstreckung bestehen, und daß ferner das Endknöpfchen nicht mehr erkennbar ist.

II. Teil.

Spermatogenese von Scaeurgus tetracirrus.

(Hierzu Tafel IX.)

Zur Kontrolle meiner erhaltenen Resultate bei *Octopus Defilippi* führte ich eine Paralleluntersuchung bei *Scaeurgus tetracirrus* durch. Ich wählte gerade dieses Objekt, weil es bei kleinen interessanten Abweichungen doch sehr große Übereinstimmung mit *Octopus* zeigte.

Das jüngste hier dargestellte Stadium (Fig. 1) stellt eine junge Spermatide in den ersten Phasen der Entwicklung dar. An dem vorderen Pol des etwas exzentrisch liegenden Kerns hat sich die Sphäre gerade angelegt und zeigt eine leichte Abplattung. Die Sphäre stellt einen kugelförmigen, grau gefärbten homogenen Ballen dar. Nie zeigt sie die tief dunkle Tingierung wie bei *Octopus*.

Der Kern ist fast kugelförmig. Das Chromatin ist in größeren und kleineren Ballen und Körnchen durch sein ganzes Inneres verteilt, doch beginnt es bereits sich nach der Membran hinzuziehen und sich an ihr abzulagern.

Das nicht sehr reichliche Cytoplasma ist fein gekörnt, ebenfalls abgerundet und auf diesem Stadium noch meist von einer deutlichen Membran umgeben. Gegenüber dem hinteren Kernpol an der Zellperipherie liegen die Zentralkörper, die auch hier die typische Doppelkornnatur zeigen. Von dem distalen ist bereits der Achsenfaden ausgewachsen. Wie man sieht, zeigt die junge Spermatide mit der von *Octopus* die größte Ähnlichkeit.

Die nächste Veränderung besteht darin, daß der Kern nach den Zentralkörpern zu einen kurzen spitzen Fortsatz treibt, eine Art Empfängnishügel (Figg. 2 und 3), wie es von Tönniges bei *Lithobius*

und von v. Korff bei *Phalangista vulpina* beschrieben ist. Meves gibt ein ähnliches Verhalten des Kerns für Ratte und Mensch an.

Die Zentralkörper verlassen nun die Zellperipherie und rücken auf den Kern zu, und der proximale Zentralkörper heftet sich an der entgegengewölbten Kernspitze fest. Zusammen mit ihr wird er dann eingezogen und dadurch etwas in die Kernmembran eingelagert (Figg. 2—4).

Die Sphäre senkt sich etwas in den vorderen Kopfpol ein und rundet sich mehr ab. Dann tritt in ihrem Innern, etwa im Zentrum, ein kleines zartwandiges Bläschen, eine helle Vacuole, auf, die rasch an Größe zunimmt (Fig. 3). Dabei verläßt sie ihre zentrale Lagerung und wandert an die Kernmembran, der sie sich fest anschmiegt (Fig. 4). Durch weiteres Größenwachstum verdrängt sie die Sphäre immer mehr, bis letztere endlich jeden Kontakt mit dem Kern verloren hat und dem Bläschen in Form eines Hütchens aufsitzt (Fig. 8). Inzwischen zieht sich das Chromatin mehr aus der Kernmitte zurück nach der Peripherie und lagert sich weiter der Kernmembran an. Besonders auffällige Chromatinansammlungen finden sich am vorderen und namentlich am hinteren Kernpol (Figg. 4—7). Hier gruppiert sich das Chromatin in einem anfangs lockeren Knäuel um den proximalen Zentralkörper (Figg. 4—5).

Die Zentralkörper haben inzwischen auch wichtige Veränderungen einzugehen. Schon auf Fig. 3 sieht man, daß der distale Zentralkörper an Volumen zugenommen hat und jetzt den proximalen, der vorläufig unverändert geblieben ist, wesentlich an Größe übertrifft. Gleichzeitig beginnt der distale Zentralkörper von dem proximalen weg nach der Zellperipherie zu rücken, indem zwischen den beiden Zentralkörpern ein ziemlich breiter Verbindungsstrang auswächst. Durch Längerwerden des Verbindungsstabes wird der distale Zentralkörper bis an die Zellperipherie geschoben, an der er liegen bleibt und auf ihr unter starker Größenzunahme zu einer Scheibe auswächst. Dann beginnt auch der proximale Zentralkörper an Volumen erst zuzunehmen und sich gleichfalls zu einer flachen Scheibe auszudehnen (Figg. 5—7).

Wie man sieht, sind es hier ganz entsprechende Vorgänge wie bei *Octopus*, nur daß hier zuerst der distale Zentralkörper eine Volumenzunahme erfährt.

Unter diesen Vorgängen hat der Kern selbst beständig an Volumen verloren und ist aus der Kugelgestalt in ein längliches Oval übergegangen. Die Chromatinanhäufung in seinem Innern hat sich dicht

zusammengezogen und ist nun scharf umgrenzt (Figg. 7 und 8). Sie hat eine etwa abgestumpft eiförmige Gestalt angenommen. Ihr abgestutztes Ende wird von dem proximalen Zentralkörper abgeschlossen, der sich über ihren gesamten Querdurchmesser verbreitet hat. In ihrem Innern ist ein Hohlraum aufgetreten, der von einem hellen Kernsaft erfüllt ist, wie man an Querschnittsbildern sehr deutlich erkennen kann (Fig. 17). Sie stellt gewissermaßen eine Blase mit starken Chromatinwänden dar (Figg. 7—9).

Der wesentlichste Unterschied von *Octopus* ist der, daß die Chromatinblase hier wesentlich kleiner ist und ein einheitliches Gebilde darstellt. Eine Trennung der Chromatinblase in eine vordere und hintere Abteilung findet nicht statt. Sehr auffallend ist es auch, daß bei *Scaeurgus* der Inhalt der Chromatinblase gegenüber dem Kernsaft eine viel hellere Beschaffenheit zeigt, während bei *Octopus* gerade das Entgegengesetzte der Fall ist.

Ein recht charakteristischer Unterschied im Aussehen der Spermatiden und auch noch Spermatozoen, der aber von keiner wesentlichen Bedeutung ist, ist das sehr häufige Vorkommen von Vacuolen in den Köpfen von *Scaeurgus*. Während das Vorkommen von Vacuolen bei *Octopus* zu den Ausnahmen gehört, treten sie bei *Scaeurgus* in großer Häufigkeit auf, und sogar noch in den ältesten Stadien können sie erhalten sein. Und nicht nur in der Einzahl kommen sie vor, ich habe Köpfe mit zwei, drei bis vier Vacuolen beobachtet, das freilich nur in jüngeren Stadien. Daß es sich um Konservierungserscheinungen handelt, ist wohl nicht anzunehmen, da das Hodenmaterial der beiden Formen in ganz gleicher Weise behandelt ist, und es sich nicht einsehen läßt, warum eine so verschiedene Wirkung eintreten soll.

Die Entwicklung des Spitzenstückes ist bis in die kleinsten Einzelheiten genau wie bei *Octopus*, nur konnte ich das Schicksal des Spitzenkörnchens genau verfolgen.

Auf dem Stadium der Fig. 5, wenn der distale Zentralkörper eben die Zellperipherie erreicht hat, und der Kopf in eine längliche Gestalt übergegangen ist, tritt in der Mitte des Sphärenbläschens ein dunkel gefärbtes Körnchen auf. Die Bildung des Körnchens habe ich bei *Octopus* beschrieben und abgebildet.

Von dem Kern wächst ein feiner Stab, der Achsenstab, nach dem Kern zu, aus. Gleichzeitig wächst das Sphärenbläschen sehr stark weiter nach vorn aus. Ebenfalls wächst der Achsenstab auch nach vorn aus, und zwar schneller als das Sphärenbläschen, und

schiebt das Spitzenkorn vor sich her, bis es die oberste Wand des Bläschens erreicht hat. Hier an der Berührungsstelle mit der Sphäre lagert sich das Spitzenkorn an und wächst zu einer kleinen Scheibe aus. Von nun ab geht das Längswachstum des Bläschens und des Achsenstabes in gleichem Schritt nach vorn.

Infolge des Längswachstums verschmälert sich das Bläschen mehr und mehr, bis es nur noch den Durchmesser des zur Scheibe umgewandelten Spitzenkornes hat. Die Wandungen des Bläschens liegen nunmehr dem Achsenstabe in den vorderen Teilen so nahe an, daß sie als ein einheitliches Gebilde erscheinen (Figg. 12—13).

Inzwischen hat das Wachstum des Achsenstabes auch nach hinten fortgedauert. Zuerst durchbrach er die vordere Kernmembran, dann durchwächst er den Kopf seiner Länge nach, dringt in die Chromatinblase ein, und nachdem er auch diese durchwachsen hat, vereinigt er sich und heftet sich fest an der Mitte des proximalen Zentralkörpers (Fig. 13). Dadurch ist wieder eine feste Verbindung hergestellt von der vordersten Spitze des Spitzenstückes bis zu den Zentralkörpern.

Die Chromatinblase verließen wir auf dem Stadium der Fig. 7, und ebenso die Zentralkörper und den Kern. Kehren wir nun zu ihnen zurück.

Bald sieht man von dem hinteren Kernpol, und zwar von dem hinteren Teile der Chromatinblase, den auch bei *Octopus* besprochenen Mittelstückzylinder aussprossen, der auch bis an die Zellperipherie heranwächst. Die Zentralkörper beginnen zugleich sich weiter flächenhaft auszudehnen, bis zuerst der distale und dann der proximale die Weite des Zylinders erreicht und sich mit seinen Wandungen verbunden haben.

Während dieser Vorgänge hat sich alles Chromatin aus dem Kerninnern zurückgezogen und der Kernmembran angelagert, so daß der Kern von einem vollständig homogenen Saft erfüllt ist. Nun beginnt auch der Kern sich rasch in die Länge zu strecken. Dabei vollzieht sich das gleiche wie bei *Octopus*, daß am vorderen Ende die Kernmembranen an den Wandungen des Sphärenbläschens hinaufwachsen, so daß dieses dem Kopfe tiefer eingelagert zu werden scheint (Figg. 11, 12 und 13). Damit zugleich verliert das Chromatin seine Färbbarkeit, und es läßt sich nicht mehr nachweisen, bis zu welcher Höhe die Kernmembran an den Wandungen des Spitzenstückes emporwächst.

Nachzuholen hätte ich noch, daß mit dem Kopf gemeinsam auch

die Chromatinblase in die Länge wächst, doch geschieht dieses im Vergleich mit *Octopus* sehr langsam.

Ein Aussprossen von Chromatinstäbchen aus ihrer Membran nach der Kernmembran zu, wie es von *Octopus* dargestellt wurde, findet bei *Scaeurgus* nicht statt.

Welchen chemischen oder physikalischen Veränderungen der Verlust der Farbstoffaufnahmefähigkeit zuzuschreiben ist, gelang mir nicht zu ermitteln. Sie widerstanden in den älteren Stadien jedenfalls allen von mir angewandten Färbungsmitteln. Der ganze Kopf erhält infolge der abnehmenden und endlich ganz aufhörenden Farbstoffaufnahmefähigkeit des Chromatins ein homogenes Aussehen, und die Unterscheidbarkeit von Spitzenstück und Kopf verschwindet allmählich ganz (Fig. 14). Nur die Chromatinblase bleibt durch die hellere Beschaffenheit des sie füllenden Saftes kenntlich, und man sieht wie sie an Größe fortgesetzt zunimmt und in dem Kern immer höher hinaufwächst, bis sie endlich wie bei *Octopus* den ganzen Kopf einnimmt.

Nun bleibt nur noch die weitere Entwicklung der Zentralkörper zu Ende zu führen, deren Schicksale ich hier sehr gut Schritt für Schritt verfolgen konnte, und das genau wie bei *Octopus* verläuft. Auf Fig. 11 sieht man den mittleren Teil des distalen Zentralkörpers sich leicht in der Richtung des Achsenfadens hervorwölben, was vermutlich durch ein länger werden des Verbindungsstabes bewirkt wird. Auf dem folgenden Stadium ist dies noch deutlicher (Figg. 11 und 12). Durch ein weiteres Wachstum des Verbindungsstabes wird die zentrale Partie des distalen Zentralkörpers scheinbar herausgebrochen und der Verbindungsstab wächst durch den so entstandenen Ring des distalen Zentralkörpers hindurch und schiebt den herausgebrochenen Teil, der sich zu einem Körnchen = Endknöpfchen abgerundet hat, vor sich her nach hinten zu. Freilich könnte man sich den Vorgang auch etwas anders vorstellen, daß nämlich sich die zentrale Partie der distalen Zentralkörperscheibe selbständig losschnürt, nach hinten rückt und den Verbindungsstrang hinter sich her durch den Ring zieht, oder aber, daß die Losschnürung des Endknöpfchens mit einem Längenwachstum des Verbindungsstranges Hand in Hand verläuft. Die weitere Ausbildung besteht lediglich in einem Längerwerden des Verbindungsstabes.

Die Sphäre verfällt dem gleichen Schicksal wie bei *Octopus*, etwa auf dem Stadium der Fig. 11 oder 12 wird sie abgestoßen und verfällt der Auflösung. Auch das Cytoplasma erleidet das gleiche

Schicksal wie bei *Octopus*, indem es früher oder später zerfällt und als Nahrung aufgebraucht wird. Eine Abschnürung von Cytoplasmaballen, wie sie von MEVES z. B. für das Meerschweinchen angegeben wird, findet nicht statt.

Weder bei *Octopus* noch bei *Scaeurgus* habe ich in den ältesten Stadien die geringste Spur eines Cytoplasmabelages um den Kopf wahrgenommen. Ist ein solcher vorhanden, so muß er von außerordentlicher Dünne und Feinheit sein und dem Kopf eng anliegen, sonst hätte er mir auf Querschnitten nicht entgehen können. Das gleiche gilt für den Achsenfaden, auch hier kann nur ein äußerst feiner Plasmabelag vorhanden sein. Ich habe aber auch nie gesehen, daß sich Cytoplasma dem Achsenfaden entlang nach hinten gezogen hat. Dennoch dürfte es sich in beiden Fällen so verhalten, denn es widerspräche allen bisherigen Beobachtungen, daß der Kern oder der Achsenfaden, außer im Endstück des Schwanzes, nackt, ohne Cytoplasmabelag normalerweise vorkämen.

Das älteste von mir abgebildete Stadium stellt Fig. 16 dar, das wohl dem reifen Spermatozoon entsprechen wird. Mit Sicherheit kann ich jedoch nicht behaupten, ob es nicht doch noch kleine Veränderungen in den Spermatophoren eingeht, doch hoffe ich in Kürze darüber Gewißheit geben zu können. Nach Übereinstimmung der Bilder, die ich an Schnitten durch Spermatophoren von *Octopus* erhielt, glaube ich auch jetzt schon mit ziemlicher Sicherheit sagen zu können, daß die weiteren Umwandlungen nur sehr geringfügiger Natur sein und höchstens in einer weiteren Längsstreckung des Spermatozoons und seiner einzelnen Teile bestehen können. Das reife Spermatozoon stellt demnach ein sehr langgestrecktes, recht kompliziert gebautes Gebilde dar. An der vordersten Spitze sieht man das Acrosoma als ein kleines Scheibchen liegen, dann folgt das lange dünne Spitzenstück, das ohne sichtbare Abgrenzung in den eigentlichen Kopf übergeht. Der Kopf hat ein fast homogenes Aussehen angenommen, nur undeutlich tritt die Chromatinblase noch hervor, die den Kopf fast ganz erfüllt. Auch der Achsenfaden hat auf diesem Stadium sehr an Deutlichkeit verloren, doch kann man ihn auch hier noch an günstigen Objekten, namentlich bei Sublimatkonservierung, vom Acrosoma ab durch den ganzen Kopf bis zum proximalen Zentralkörper verfolgen. Sehr deutlich tritt er stets auf Querschnittsbildern hervor, die ganz entsprechend der Fig. 24, Taf. VIII bei *Octopus* erscheinen. Auf diesen erkennt man, daß er sich entsprechend den Verhältnissen bei *Octopus* in eine feine Röhre umgewandelt hat.

Der proximale Zentralkörper hat sich zu einer flachen Scheibe umgewandelt, die das hintere Kernende abschließt. Der distale Zentralkörperring ist weiter nach hinten gerückt und hat an Umfang verloren, wodurch der Mittelstückzylinder eine lange, nach hinten zu sich verschmälernde Gestalt angenommen hat. Durch ein Längenwachstum des Verbindungsstranges ist endlich das Endknöpfchen, und mit ihm der Achsenfaden weiter nach hinten verlagert.

Erwähnen möchte ich noch, daß der Achsenfaden ein sehr umfangreiches Gebilde darstellt, das die Länge des Spermatozoonkopfes schätzungsweise um das fünf- bis sechsfache übertrifft.

Es sei mir zum Schluß noch gestattet, in aller Kürze wenigstens den Versuch einer Erklärung der höchst eigentümlichen Chromatinverteilung zu geben. Zunächst glaube ich auch hier wiederum, daß es vorzüglich mechanische Prinzipien sind, welchen sie dienen. Nimmt man an, was ja auch am wahrscheinlichsten ist, daß das Chromatin im Gegensatz zu dem Kernsaft von fester Konsistenz ist, so ist es unmittelbar einleuchtend, daß durch eine Verlagerung sämtlichen Chromatins an die Kernmembran und durch eine gleichmäßige Verteilung über dieselbe die größtmöglichste Festigung erzielt wird. Und dieses wird als Endresultat ja tatsächlich erreicht.

Wem die Bildung der Chromatinblase dient, ist freilich schwerer einzusehen, vielleicht hat sie neben sekundären Zwecken eben den Zweck einer möglichst gleichen Verteilung des Chromatins auf der Kernmembran. Eine befriedigende Antwort auf diese Frage bin ich nicht in der Lage zu geben.

Nährzellen.

In seiner 1891 veröffentlichten Arbeit »Recherches sur la Spermatogénèse chez quelques Invertébrés de la Méditerranée« gibt C. Pictet eine interessante und eingehende Beschreibung vom Vorkommen und Entstehung von Cytophoren bei *Sepia officinalis*, die er durch eine ganze Reihe freilich nicht besonders instruktiver Abbildungen zu erhärten sucht. Er gibt von dem Vorgange folgende Beschreibung: »Die Spermatocyte, eine Zelle von wechselnder Größe mit großem runden Kern, teilt sich durch Karyokinese bis zu dem Augenblick, wo sie einen Durchmesser von etwa 15 μ erreicht hat. In diesem Augenblick vollzieht sich noch eine letzte und zwar direkte Teilung durch einfache Durchschnürung [par simple étranglement (division acinétique)]. Das Resultat dieser Teilung ist die Bildung

der Spermatiden, Zellen, welche sich direkt in Spermatozoen umwandeln.

Doch nicht immer verhält es sich so einfach. Sehr oft kommt es vor, daß diese letzte Teilung sich nur auf den Kern bezieht, während das Cytoplasma ungeteilt bleibt. Jeder der beiden Kerne formt sich nun zu einem Spermatozoon um, das mit seinem Kopfe in der Restsubstanz des Cytoplasmas stecken bleibt.«

Weiter fährt PICTET fort: »Aber man beobachtet sogar große Zellen mit drei, vier oder mehreren Kernen, die zuweilen sogar einen richtigen Cytophor bilden, und es ist in diesem Falle wahrscheinlich, daß alle Kerne, die im Innern dieser einzelnen Zelle entstanden sind, sich durch eine Reihe allmählicher Teilungen des primitiven Kernes der Zelle auf akinetischem Wege gebildet haben.

Jeder dieser Kerne wandelt sich allmählich unter Betätigung des angrenzenden Cytoplasmas in ein Spermatozoon um, und ist die Entwicklung der in einem Cytophor vereinigten Spermatiden genau übereinstimmend mit den isoliert bleibenden.«

Bei meinen Untersuchungen der Spermatogenese fand ich bei verschiedenen Cephalopodenarten, bei *Sepia officinalis*, bei *Loligo vulgaris* und vor allem bei *Rossia macrosoma* Bilder, die typisch den gleichen Eindruck hervorriefen, wie PICTETS Abbildung Fig. 132 eines Cytophors. Da ich in *Rossia macrosoma* hierfür ein sehr günstiges Objekt vor mir zu haben schien, beschloß ich an ihm eine Nachuntersuchung durchzuführen, um so mehr, da es mir sehr unwahrscheinlich erschien und allen heutigen Anschauungen von den Qualitäten des Chromatins widersprechend, daß in Samenzellen eine so ungleichmäßige Verteilung des Chromatins, wie sie eine direkte Kernteilung mit sich bringt, stattfinden sollte.

Auch schienen die Untersuchungen PICTETS sehr einer Bestätigung zu bedürfen, da er sie lediglich an Zupfpräparaten durchgeführt und auch nicht ein Schnittpräparat hergestellt hat. Wäre das nicht der Fall, so hätte PICTET nicht diese, wie ich zeigen werde, irrige Auffassung von der Entstehung dieses sogenannten Cytophors gewinnen können.

An der Hand der Abbildungen will ich nun meine Resultate erläutern. Beziehen sich meine Figuren auch auf ein andres Objekt, als das von PICTET untersuchte, so kann man sie doch, wie es mir nach meinem leider nicht sehr reichlichen Material sicher zu sein scheint, ohne weiteres auf *Sepia officinalis* übertragen, bei der die Verhältnisse zwar weniger klar aber im wesentlichen gleich verlaufen.

Ich möchte vorher noch bemerken, daß ich niemals bei irgend einer der untersuchten Formen eine direkte Teilung der Samenzellen beobachtet habe, die Teilungen vollziehen sich auf typisch karyokinetischem Wege. Wohl kommt es vor, daß die Teilung des Kerns nicht immer unmittelbar die Trennung des Cytoplasmas im Gefolge hat, so daß man in der Tat hin und wieder Zellen mit zwei Spermatidenkernen erblickt, doch folgt die Durchschnürung der Zellsubstanz noch bevor die Umwandlung in das Spermatozoon beginnt. Spermatozoen zu zweit, dritt oder viert in dem Restkörper des Cytoplasmas vereinigt, habe ich nie beobachtet, wohl aber Bilder, die dieses Verhalten vortäuschten, und auf deren Zustandekommen ich im folgenden eingehen werde.

Um es hier gleich vorwegzunehmen, der Cytophor Pictets entsteht durch Zerfall, Auflösung und nachträglichen Zusammenschluß von Spermatogonien, Spermatocyten und Spermatiden; ja selbst Spermatozoen verfallen zuweilen noch der Auflösung und Umwandlung zu Nährstoffen. In diese so entstandenen Ballen von Nährmaterial dringen die Spermatozoen mit ihren Köpfen erst nachträglich ein und verbrauchen sie zu ihrem Wachstum und ihrer Ernährung.

In Fig. 18 erblickt man unmittelbar neben der Follikelwand gelegen junge Spermatogonien, deren Kerne noch ein vollständig normales Aussehen bieten und von deutlicher Membran umgeben sind. An der von der Follikelwand abgekehrten Seite der Kernmembran machen sich bereits die ersten Spuren des Zerfalls geltend, indem die Membran ihre scharfen Konturen verliert, undeutlich wird und kleine Chromatinbröckchen in das Zellplasma ragen. Die weiter nach innen zu gelegenen Spermatogonienkerne zeigen mit großer Deutlichkeit den Fortschritt, den die Auflösung macht. Die Membranen lösen sich gänzlich auf und der Kernsaft fließt heraus in das Cytoplasma, mit dem er sich vermischt und eine gleichmäßige flüssige Masse bildet, durch die sich das Chromatin ziemlich gleichmäßig in kleinen einzelnen Bröckchen oder Ketten von Körnern verteilt. Eine Unterscheidung von Kernsubstanz oder Cytoplasma ist nicht mehr möglich. Die beiden dunklen Kugeln, die sich in diese Masse eingedrückt haben, sind die Kerne von Spermatiden.

In Fig. 19 sehen wir den gleichen Vorgang der Auflösung der Kerne und ihre Vermischung mit dem Cytoplasma bei Spermatocyten. Die in der Mitte gelegenen Spermatocytenkerne haben bereits jede scharfe Begrenzung verloren, während man an den außen gelegenen den Fortschritt des Zerfalls Schritt für Schritt verfolgen kann.

Ein sehr instruktives Bild liefern die Figg. 20 und 21. Sie stammen aus einem nur wenig mit reifen Spermatozoen und Spermatiden angefüllten Follikel. In Fig. 20 sieht man zwei Spermatogonienkerne, die aus dem Zellverbande sich gelöst haben und frei im Follikel liegen. Der eine der Kerne ist bereits gänzlich der Auflösung verfallen, während man an dem andern noch deutlich seine ursprüngliche Gestalt und Charakter erkennen kann. An diese beiden aufgelösten Spermatogonien sind vier Spermatocyten herangetreten und haben sich ihnen dicht angelagert. Unschwer läßt sich dieses Bild auf das folgende (Fig. 21) beziehen. Hier sind die zur Ernährung bestimmten Zellen bereits gänzlich der Auflösung verfallen und Cytoplasma und Kernsubstanz haben sich vollständig vermischt. Die Spermatocyten haben sich zu jungen Spermatozoen umgewandelt und sind teilweise mit ihren Köpfen tief in die Nährsubstanz eingedrungen. Während die letztere an der von den Spermatozoen eingenommenen Seite noch ein unregelmäßiges Aussehen besitzt und man an einigen Stellen, wenn auch undeutlich, die ungefähre Form der aufgelösten Zellen erkennen kann, hat auf der andern Seite ein festerer Zusammenschluß begonnen und die Masse zeigt hier ein gleichmäßiges abgerundetes Aussehen. Dieses Bild läßt sich direkt mit der PICTETschen Abbildung eines Cytophors vergleichen.

Auch die Figg. 129—131 in der PICTETschen Arbeit lassen sich leicht auf ähnliche Weise entstanden denken, indem in diesem Falle nur eine oder wenige Zellen der Auflösung verfallen sind und sich abgerundet haben und in diese nachträglich wieder drei oder mehrere Spermatozoen mit ihren Köpfen eingedrungen sind. Schwer verständlich bleibt es immerhin, wie man die Nährmasse mit ihren groben und feinen Chromatinbrocken für Cytoplasma ansprechen kann.

Auch das Chromatin der Nährzellen zeigt in Fig. 21 schon starke Spuren von Umwandlung und Degeneration.

Die Chromatinketten zerfallen in einzelne Körnchen, die sich wieder zu größeren und kleineren Schollen zusammenschließen. Zugleich verlieren die Chromatinkörnchen die intensive dunkle Färbbarkeit und nehmen einen helleren grauen Ton an.

Unmittelbar an Fig. 21 anschließend sind die Figg. 22—24, die derartig entstandene Nährballen auf verschiedenen Stadien des Zerfalls und der Aufzehrung zeigen. In Fig. 24 hat der Nährballen seine scharfen Konturen wieder verloren und beginnt auseinander zu fallen. Wahrscheinlich ist das darauf zurückzuführen, daß der Zell- und Kernsaft, die flüssige Substanz des Nährballens, von den

Spermatozoen aufgebraucht ist. In noch älteren Stadien hat jeder Zusammenhang aufgehört und die degenerierten Chromatinbröckchen liegen regellos zwischen den Spermatozoen zerstreut.

Man darf sich den Zerfall von Samenzellen und ihre Umwandlung zu Nährmaterial, glaube ich, nicht als etwas Pathologisches vorstellen, dagegen spricht vor allem die große Rolle, die dieser Vorgang in dem Follikel spielt. Denn nicht etwa nur einzelne Zellen oder kleine Zellgruppen verfallen der Auflösung, nein in Follikeln, die stark mit Spermatiden und Spermatozoen angefüllt sind, lösen sich oder werden sehr bedeutende Zellkomplexe von Spermatogonien und Spermatocyten aufgelöst. Es scheint nicht zu hoch gegriffen, wenn man sagt, daß bei *Rossia* etwa ein Zehntel aller Samenbildungszellen zu Nährzellen verbraucht werden.

Schwer zu entscheiden dürfte es sein, wodurch dieser Auflösungsprozeß bewirkt wird. Daß es normale Samenzellen und nicht von vornherein hierzu prädestinierte Zellen sind, wird dadurch bewiesen, daß diese Nährzellen einen ganz normalen Entwicklungsgang zu Spermatocyten, ja sogar zu Spermatiden und Spermatozoen durchmachen können und dann erst dem Untergang verfallen. Freilich gehört der Zerfall ausgebildeter Spermatozoen zu den Ausnahmen. Anderseits läßt es sich auch schwer verstehen, daß die Auflösung aktiv von den zu reifen Samenfäden werdenden Zellen ausgeht, und auf welchen Einflüssen sie beruht.

Vielleicht kann man es sich derart entstanden denken: Die Samenzellen sind mit so geringen Mengen von Cytoplasma ausgestattet, daß dieses nicht für ihren langen Entwicklungsgang und Reifungsprozeß ausreicht, anderseits ist es bei den Cephalopoden noch nicht zur Differenzierung besonderer Nährelemente gekommen, und so spielt sich denn hier im kleinen ein heftiger Kampf ums Dasein ab, bei dem die, aus uns unbekannten Gründen, schlechter ausgerüsteten Zellen zu Grunde gehen und dadurch den andern die Bedingungen zur weiteren Entwicklung liefern. Für diese Auffassung scheint mir auch folgende Beobachtung zu sprechen.

Bei *Octopus Defilippi*, dessen Samenzellen mit verhältnismäßig reichem Cytoplasma ausgerüstet sind, tritt dieser Vorgang der Zersetzung von Samenzellen sehr zurück und findet nur ganz vereinzelt statt. Auch bei *Scaeurgus* ist er noch von untergeordneter Bedeutung, während bei den cytoplasmaarmen Samenzellen von *Sepia*, *Loligo* und *Rossia* er zu dieser Bedeutung gelangt ist.

Nicht immer verläuft der Vorgang in der gleichen Art, wie ich

es vorhin beschrieben habe, im Gegenteil, in den meisten Fällen kommt es nicht zu einem solchen Zusammenschluß und Abrundung der aufgelösten Zellen. Ich bin darauf vor allem so genau eingegangen, um zu erklären, wie PICTET zu seiner irrtümlichen Auffassung des sogenannten Cytophors kommen konnte. Wie es ja fast selbstverständlich ist, kann eine derartige Abrundung nur in wenig mit Samenzellen gefüllten Follikeln sich bilden. In der Mehrzahl der von mir untersuchten Fälle waren die Follikel prall angefüllt, und hier blieben die aufgelösten Zellen in mächtigen Komplexen zusammenliegen, in die dann die Spermatozoen hineindrangen, wodurch natürlich sehr abweichende Bilder zustande kamen; ein durchgreifender Unterschied ist zwischen den beiden Vorgängen jedoch nicht vorhanden.

Eine mit meinen Befunden bei *Rossia* sehr übereinstimmende Erfahrung hat TÖNNIGES bei *Lithobius forficatus* gemacht. Auch bei diesem Myriopod ist es noch zu keiner Ausbildung von echten Nährzellen gekommen. Der Hoden wird von drei Schläuchen gebildet, von denen der mittlere das eigentliche Keimorgan ist. In ihm sind die Samenbildungszellen in Längsreihen angeordnet. Entweder entwickeln sich dieselben nun zu Spermatozoen, oder sie beginnen Zeichen von Degeneration aufzuweisen, zerfallen und fließen zusammen, dadurch entstehen Stränge von Nährsubstanz, die den Hodenschlauch der Länge nach durchziehen. In diese Stränge dringen dann die Spermatozoen mit ihren Köpfen ein und verbrauchen sie allmählich zu ihrer Entwicklung. Auch TÖNNIGES konnte beobachten, daß sogar noch Spermatozoen Degenerationserscheinungen zeigen, zerfallen und als Nährmaterial aufgebraucht werden.

In seiner Arbeit, Recherches sur la Spermatogenèse (1883) beschreibt O. S. JENSEN eine Entstehungsweise eines Cytophors, die sich vielleicht mit den Verhältnissen bei *Rossia* usw. vergleichen läßt. Bei *Clitellio arenarius* und *Triopa clavigera* soll sich der Vorgang in der Weise abspielen, daß durch Teilung der Spermatogonien ein großer Haufen von regellos nebeneinander liegender Spermatocyten entsteht; durch »Destruktion und Dissolution« der zentral gelegenen Spermatocyten wird ein Cytophor gebildet, der von den peripher gelegenen Spermatocyten bei ihrer weiteren Ausbildung zu reifen Spermatozoen zur Ernährung aufgebraucht wird.

Die Figuren, die JENSEN von diesen Vorgängen gibt, zeigen namentlich bei *Clitellio* große Ähnlichkeit mit den Verhältnissen bei *Rossia* und *Sepia*. Die größte Verschiedenheit scheint mir darin zu

liegen, daß bei *Clitellio* und *Triopa* die Kerne der dem Cytophor Entstehung gebenden Zellen noch lange erhalten und nachweisbar bleiben, während sie bei diesen Cephalopoden sogleich in Zerfall übergehen.

Die Zeichnung, welche L. Böhmig in seinen »Untersuchungen über rhabdocöle Turbellarien« (1890) von dem Cytophor bei *Monoophorum striatum* entwirft, ließ eine ähnliche Entstehungsweise aus einer Samenmutterzelle vermuten, doch gibt er ausdrücklich an, man solle sich hüten in der zentralen Zone des Cytophors einen Kern sehen zu wollen; dieselbe wird nur aus Plasma gebildet. Hier wird also der Cytophor von dem Rest des bei der Teilung der Samenmutterzellen übrigbleibenden Cytoplasmas gebildet.

Marburg, im Juni 1903.

Literatur.

L. Auerbach, Untersuchungen über die Spermatogenese von Paludina vivipara Jen. Zeitschr. XXX. Bd. 1896.

E. Ballowitz, Untersuchungen über die Struktur der Spermatozoen usw. (Vögel.) Arch. f. mikr. Anat. XXXII. Bd. 1888.

Derselbe, Untersuchungen über die Struktur der Spermatozoen usw. (Fische, Amphibien und Reptilien.) Ebenda. XXXVI. Bd. 1890.

Derselbe, Untersuchungen über die Struktur der Spermatozoen usw. (Insekten.) I. Coleopteren. Diese Zeitschr. L. Bd. 1890.

Derselbe, Weitere spermatologische Beiträge usw. Intern. Monatsschr. f. Anat. u. Phys. XI. Bd. 1894.

C. Benda, Über die Spermatogenese der Vertebraten u. Evertebraten. Arch. f. Anat. u. Phys. Phys. Abt. 1897.

Derselbe, Über neue Darstellungsmethoden der Zentralkörperchen usw. Ebenda. 1900.

L. Böhmig, Untersuchungen über rhabdocöle Turbellarien. Diese Zeitschr. LI. Bd. 1890.

Th. Boveri, Zellenstudien. IV. Über die Natur der Centrosomen. Jena 1901.

J. Broman, Über die Histogenese der Riesenspermien bei Bombinator igneus. Anat. Anz. Ergänz.-Heft. XVIII. Bd. 1900.

Derselbe, Über Bau und Entwicklung der Spermien von Bombinator igneus. Ebenda. XVII. Bd. 1900.

R. v. Erlanger, Spermatogenetische Fragen. Zool. Zentralbl. III. u. IV. Bd. 1896 u. 1897.

W. Flemming, Weitere Beobachtungen über die Entwicklung der Spermatozoen bei Salamandra maculosa. Arch. f. mikr. Anat. XXXI. Bd. 1888.

M. Heidenhain, Beiträge zur Aufklärung des wahren Wesens der faserförmigen Differenzierungen. Anat. Anz. XVI. Bd. 1899.

F. Hermann, Beiträge zur Kenntnis der Spermatogenese. Arch. f. mikr. Anat. L. Bd. 1897.

Derselbe, Bemerkungen über die chromatoiden Körper der Samenzellen. Anat. Anz. XIV. Bd. 1898.

O. S. Jensen, Recherches sur la spermatogenèse. Arch. de Biol. T. IV. 1883.

Derselbe, Untersuchungen über die Samenfäden der Säugetiere, Vögel und Amphibien.

E. Korschelt u. K. Heider, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Tiere. Jena 1902.

K. v. Korff, Zur Histogenese der Spermien von Helix pomatia. Arch. f. mikr. Anat. LIV. Bd. 1899.

Derselbe, Zur Histogenese der Spermien von Phalangista vulpina. Ebenda. Bd. LX. 1902.

M. v. Lenhossék, Untersuchungen über Spermatogenese. Ebenda. LI. Bd. 1898.

J. H. Mc Gregor, The Spermatogenesis of Amphiuma. Journ. Morph. Vol. XV. Suppl. 1899.

F. Meves, Über die Entwicklung der männlichen Geschlechtszellen von Salamandra maculosa. Arch. f. mikr. Anat. XLVIII. Bd. 1896.

Derselbe, Über Struktur und Histogenese der Samenfäden von Salamandra. Mitteil. Ver. Ärzte Schleswig-Holstein. V. 1897.

Derselbe, Über Zentralkörper in den männlichen Geschlechtszellen von Schmetterlingen. Anat. Anz. XIV. Bd. 1897.

Derselbe, Zur Entstehung der Achsenfäden menschlicher Spermatozoen. Ebenda. XIV. Bd. 1897.

Derselbe, Über Struktur und Histogenese der Samenfäden von Salamandra maculosa. Arch. f. mikr. Anat. XLVIII. u. L. Bd. 1897—1898.

Derselbe, Über das Verhalten der Centralkörper bei der Histogenese von Samenfäden bei Mensch und Ratte. Verh. d. anat. Ges. Kiel. 1898.

Derselbe, Über den von v. la Valette St. George entdeckten Nebenkern (Mitochondrienkörper) der Samenzellen. Arch. f. mikr. Anat. LVI. Bd. 1900.

Derselbe, Über die sog. wurmförmigen Samenfäden von Paludina und über ihre Entwicklung. Verh. d. anat. Ges. Bonn 1901.

J. E. S. Moore, Some points in the Spermatogenesis of Mamalia. Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Phys. XI. Bd. 1894.

Derselbe, On the structural Changes in the reproductive cells during the Spermatogenesis of Elasmobranchs. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. XXXVIII. 1896.

C. Niessing, Die Beteiligung von Centralkörper u. Sphäre am Aufbau des Samenfadens bei Säugetieren. Arch. f. mikr. Anat. XLVIII. Bd. 1897.

K. Peter, Das Centrum für die Flimmer- u. Geißelbewegung. Anat. Anz. XV. Bd. 1899.

Pictet, Recherches sur la Spermatogenèse chez quelques Invertébrés de la Méditerranée. Mittheil. Zool. Stat. Neapel. X. Bd. 1891.

A. Schneider, Über die Auflösung der Eier u. Spermatozoen in den Geschlechtsorganen. Zool. Anz. III. Bd. 1880.

B. Suzuki, Über die Entstehung des Mittelstücks der Samenfäden von Selachiern. Anat. Anz. XV. Bd. 1899.

C. Tönniges, Beiträge zur Spermatogenese u. Oogenese der Myriopoden. Diese Zeitschr. LXXI. Bd. 1902.

W. Waldeyer, Die Geschlechtszellen. Handbuch der vergl. und experim. Entwicklungslehre der Wirbeltiere. (O. Hertwig.) 1. Liefg. 1901. 9. Liefg. 1902. 10. u. 11. Liefg. 1903.

Erklärung der Abbildungen.

Die Untersuchung wurde mit Hilfe des Zeissschen Apochromaten 2,0 mm Apertur 1,30 und mit der homogenen Öl-Immersion 1/12 und den Kompensations-Okularen 12 und 18 ausgeführt.

Die Figuren wurden mit Zeiss' homogener Öl-Immersion und Kompensations-Okular 12 (Tubuslänge 160 mm) unter Benutzung des Abbeschen Zeichenapparates (Projektion auf den Tisch) entworfen. Nur Fig. 21 und 24—28, Taf. VIII sind mit Kompensations-Okular 18 und Fig. 18—24, Taf. IX sind mit Okular 3 gezeichnet. Untersuchung bei Auerlicht.

Tafel VIII.

Octopus Defilippi.

Fig. 1. Junge Spermatide. Sphäre im Cytoplasma und dicht daneben zwei semmelförmige Zentralkörper an der Zellperipherie. Chromatin in feinem Netzwerk durch den ganzen Kern verteilt.

Fig. 2. Sphäre und Zentralkörper rücken an die beiden Kopfpole. Aus dem distalen Zentralkörper wächst eben der Achsenfaden.

Fig. 3. Sphäre und Zentralkörper haben die Polstellung erreicht. Um die Sphäre ein heller Hof. Cytoplasma beginnt nach vorn zu strömen.

Fig. 4. Sphäre lagert sich dem vorderen Kernpol an. Chromatin zieht sich allmählich aus dem Kerninnern zurück und lagert sich der Kernmembran an. Besonders starke Chromatinanhäufungen an den beiden Kernpolen.

Fig. 5 und 6. Sphäre senkt sich tief in den vorderen Kopfpol ein. Zentralkörper sind auf den Kern zu gerückt und der proximale hat sich an dem hinteren Kopfpol befestigt. In der Chromatinanhäufung am hinteren Kernpol ist ein Bläschen aufgetreten.

Fig. 7. Im Zentrum der Sphäre tritt ein kleines Bläschen auf. Die »Chromatinblase« nimmt stark an Größe zu.

Fig. 8. In der Mitte des Sphärenbläschens tritt ein dunkles Körnchen = Acrosoma auf. Die Chromatinblase läßt an ihrem hinteren Ende eine leichte Einschnürung erkennen.

Fig. 9 und 10. Von dem Acrosoma wächst ein dünner Stab = »Achsenstab« auf den Kern zu. Von der Einschnürungsstelle der Chromatinblase wächst eine dünne Chromatinlamelle nach innen und bildet eine dünne Chromatinplattet welche die Chromatinblase in zwei Abteilungen scheidet. Die Zentralkörper nehmen an Volumen zu. Durch Auswachsen eines Verbindungsstranges zwischen ihnen wird der distale an die Zellperipherie geschoben.

Fig. 11 und 12. Das Chromatin hat sich fast vollständig aus dem Kerninnern zurückgezogen und fest der Membran, beziehungsweise der Chomatinblase

angelagert. Das Sphärenbläschen wächst in die Länge. Die Sphäre sitzt ihm hutförmig auf und geht auf den weiteren Stadien in Verfall über. Die beiden Zentralkörperchen wandeln sich in kleine Scheiben um. An dem hinteren Kernende bildet sich der Mittelstückzylinder. Der Achsenstab ist in den Kern eingedrungen.

Fig. 13—16. Der Kern, das Sphärenbläschen, die Chromatinblase und das Cytoplasma strecken sich stark in die Länge. Das Cytoplasma gerät mehr und mehr in Zerfall. Das Sphärenbläschen senkt sich tiefer in den Kopf ein, und die Kernmembran wächst an seinen Wandungen in die Höhe. Von der Chromatinblase wachsen feine Chromatinstäbe nach der Kernmembran und bewirken die Vereinigung der Chromatinblasenmembran mit der Kernmembran. Der gesamte Kopf wird nunmehr von der Chromatinblase eingenommen. Der Achsenstab durchwächst Kern und Chromatinblase und heftet sich an den proximalen Zentralkörper. Der Mittelstückzylinder hat die hintere Zellperipherie erreicht und sich mit der distalen Zentralkörperscheibe vereinigt. Die Chromatinlamelle beginnt zu schwinden.

Fig. 17—19. Weitere Längsstreckung des gesamten Samenfadens. Die distale Zentralkörperscheibe wandelt sich in einen Ring und das aus ihrer Mitte abgeschnürte Endknöpfchen um, an dem der Achsenfaden befestigt ist. Weiteres Auswachsen des Verbindungsstranges, wodurch das Endknöpfchen weiter nach hinten geschoben wird. Das Chromatin verliert an Färbbarkeit.

Fig. 20. Ältestes Spermatozoenstadium aus dem Hoden.

Fig. 21. Detailbild. Sublimatpräparat, gequollen, wodurch der Achsenstab, der sich in eine Röhre umgewandelt hat, deutlich wird. Etwas jüngeres Stadium wie Fig. 20.

Fig. 22. Querschnitt durch Spermatozoenkopf etwa vom Stadium wie Fig. 11.

Fig. 23. Querschnitt durch Spermatozoenkopf etwa vom Stadium wie Fig. 13.

Fig. 24. Querschnitt durch Spermatozoenkopf vom Stadium der Fig. 20. Die Röhrennatur des Achsenstabes gut zu erkennen.

Fig. 25—28. Detailbilder zur Entwicklung des Acrosomas.

Fig. 29 und 30. Reife Spermatozoen aus einem Spermatophor.

Tafel IX.

Fig. 1—17 *Scaeurgus tetracirrus.*

Fig. 1. Junge Spermatide. Chromatin in groben und feinen Brocken gleichmäßig in dem kugeligen Kern verteilt. Dem vorderen Pol des Kerns hat sich die Sphäre angelagert. Dem hinteren Pol gegenüber an der Zellperipherie lagern die semmelförmigen Zentralkörper. Vom distalen ist der Achsenfaden ausgewachsen.

Fig. 2. Sphäre senkt sich tiefer in den Kern ein. Zentralkörper rücken auf den Kern zu, der ihnen eine Spitze entgegentreibt, an der sich der proximale festheftet. Chromatin zieht sich aus dem Kerninnern zurück und lagert sich der Kernmembran an. Besonders am hinteren Kernpol und an der Berührungsstelle der Sphäre bilden sich starke Chromatinanhäufungen.

Fig. 3, 4. Sphäre nimmt an Volumen zu, in ihrer Mitte tritt ein sich schnell vergrößerndes Bläschen auf, das sich dem Kern anschmiegt. Kern zieht die Spitze wieder ein, wodurch der proximale Zentralkörper der Kernmembran eingelagert wird. Zwischen den Zentralkörpern wächst der Verbindungsstrang aus

und schiebt den distalen, der eine starke Volumenzunahme erfährt, nach hinten an die Zellperipherie.

Fig. 5, 6. Auftreten des Acrosomas in dem Sphärenbläschen, von dem der Achsenstab auf den Kern zu auswächst. Chromatinanhäufung am hinteren Kernpol schließt sich fester zusammen. Zentralkörper nehmen an Volumen zu und beginnen sich in Scheiben umzuwandeln. Kern geht in eine ovale Form über.

Fig. 7, 8, 9. Weiteres Auswachsen des Achsenstabes und des Sphärenbläschens. Chromatin hat sich gänzlich aus dem Kerninnern zurückgezogen und fest an die Kernmembran angelagert. Chromatinanhäufung am hinteren Kopfende wandelt sich zur Chromatinblase um. Auftreten des Mittelstückzylinders, der von den Zentralkörperscheiben beiderseits abgeschlossen wird.

Fig. 10—13. Längsstreckung der ganzen Samenzelle. Acrosoma heftet sich dem vorderen Ende des Sphärenbläschens an und wandelt sich zu kleiner Scheibe um. Achsenstab durchwächst den Kern und heftet sich an der proximalen Zentralkörperscheibe fest. Umwandlung des distalen Zentralkörpers in Ring und Endknöpfchen. Längenwachstum des Verbindungsstranges, wodurch Endknöpfchen und Achsenstab weiter nach hinten geschoben werden. Chromatin verliert seine Färbbarkeit. Fig. 13 Spermatide in Auflösung begriffen.

Fig. 14—16. Weitere Längsstreckung des Spermatozoons und Annahme der definitiven Gestalt. Chromatinblase vergrößert sich und nimmt den Kern vollständig ein.

Fig. 17. Querschnitt durch die Samenzelle etwa vom Stadium der Fig. 9. Zu äußerst Cytoplasmabelag, dann Chromatinmembran des Kerns und dunkler Kernsaft. In der Mitte die Chromatinblase mit ihrem hellen Inhalt.

Fig. 18—24 *Rossia macrosoma.*

Fig. 18. In Auflösung begriffene Spermatogonien. Die beiden dunkeln Kugeln sind Kerne von Spermatiden.

Fig. 19. In Auflösung begriffene Spermatocyten.

Fig. 20. Zwei in Auflösung begriffene Spermatogonien, an die sich vier Spermatocyten angelagert haben.

Fig. 21—24. Aufgelöste, zur Ernährung bestimmte Samenzellen auf verschiedenen Stufen des Zerfalls, die sich abgerundet haben, und in welche Spermatozoen eingedrungen sind.

Über Lohmannella catenata.

Von

Dr. Eugen Neresheimer,

Assistent am zoologischen Institut zu München.

Mit Tafel X und XI und 6 Figuren im Text.

Als ich mich im Winter 1902/03 an der russischen zoologischen Station zu Villafranca aufhielt und gelegentlich eine größere Menge von Appendicularien untersuchte, gelang es mir, in Exemplaren von *Fritillaria pellucida* Busch und seltener in *Fritillaria haplostoma* Fol den merkwürdigen, in meiner vorläufigen Mitteilung (1) kurz als *Lohmannia*[1] *catenata* beschriebenen Entoparasiten nachzuweisen und in den Monaten Februar und März genügendes Material davon zu sammeln, so daß ich die nachfolgenden Tatsachen über seinen Bau und seine Entwicklung feststellen konnte.

Außer dem in Villafranca von mir gesammelten Fritillarien-Material verwendete ich noch eine große Menge dort konservierten Auftriebs, aus dem ich später die Fritillarien heraussuchte. Herr Dr. Scheel brachte mir später noch im April 1903 in Villafranca konservierten Auftrieb mit, Herr Dr. Drzewecki Plankton aus Marseille vom Mai 1903, Herr Kollege v. Reitzenstein solchen aus Rovigno, gleichfalls vom Mai 1903. Von Herrn Professor Dr. Hertwig wurde mir dem zoologischen Institut zu München gehöriger Auftrieb aus Messina vom März 1899 zur Verfügung gestellt, von Herrn Prof. Dr. Maas Plankton aus Cypern und aus Bergen, von Frl. Dr. Moser Plankton aus Villafranca vom März 1900. Herr Dr. Woltereck überließ mir in liebenswürdigster Weise Fritillarien, die er bei Villafranca mit dem Vertikalnetz aus Tiefen bis zu 500 m erbeutet hatte. Allen hier Genannten bin ich zu großem Danke verpflichtet.

[1] Da ich nachträglich erfuhr, daß der Name »*Lohmannia*« bereits für die eine Milbengattung vergeben ist, schlage ich nun den Namen »*Lohmannella*« vor.

Zugleich möchte ich Herrn Dr. M. v. Davidoff für seine liebenswürdige Förderung während meines Aufenthaltes in Villafranca, und meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. Richard Hertwig für das freundliche Interesse, das er der Fortführung meiner Arbeit im zoologischen Institut zu München stets entgegengebracht hat, meinen aufrichtigsten Dank aussprechen. Zu ganz besonderem Dank bin ich ferner Herrn Professor Dr. Rhumbler verpflichtet, der mir auf schriftliche Anfrage hin in liebenswürdigster Weise Auskunft gewährte und mir die Skizzen und Notizen Herrn Dr. H. Lohmanns zur Verfügung stellte.

Ich will hier gleich voraus bemerken, daß Lohmann der erste Entdecker des von mir deshalb *Lohmannella* genannten Tieres ist, wie ich nachträglich aus seinen »Appendicularien der Planktonexpedition« ersehen habe. Er sagt hierüber S. 26f.:

»In dem Teile der Fahrtlinie, welcher auf der Hinreise die Kapverden, den Nord-Äquatorial- und Guineastrom schneidet, traten bei den drei herrschenden Fritillaria-Arten (*formica*, *pellucida*, *sargassi*) und auch bei *haplostoma* nicht ganz selten in der Keimhöhle Parasiten auf, welche die Ausbildung der Genitaldrüsen meist ganz unterdrückt hatten und mit ihrem Körper die Stelle derselben ausfüllten. Sie führen also eine völlige Kastration der Individuen herbei. Meist war nur ein Parasit vorhanden, in einem Falle aber lagen mehrere, allerdings noch ganz junge Tiere neben den Anlagen der Keimdrüsen. Es waren Acineten-ähnliche Wesen, wahrscheinlich in zwei Arten; wie die Wirte zeigen, habe ich sie nur im warmen Wasser gefunden. Die nähere Untersuchung derselben hat freundlichst Dr. Rhumbler übernommen.«

Ferner heißt es S. 33:

»Wie bei *Fritillaria haplostoma* und *formica* kommen auch hier (bei *Fritillaria pellucida*) Parasiten in der Keimhöhle vor. Doch fand ich immer nur eine Form mit einem vorderen Kranz zahlreicher verästelter Fortsätze. Das Hinterende derselben war bei einigen Exemplaren lang ausgewachsen und in eine Reihe hintereinanderliegender Glieder zerfallen. Auf diese Weise kann der Parasit die ganze Länge der Keimhöhle einnehmen. Immer waren die Keimdrüsen in ihrer Entwicklung ganz zurückgeblieben oder vollständig zerstört. Die Parasiten wurden wie bei Formica im Nord-Äquatorialstrom und Guineastrom (Sept. 1b, 2, 4a) gefunden; außerdem kommt dieselbe Form sicher bei Neapel vor und vielleicht eine nahe verwandte in der Sargasso-See (Aug. 16a). Im letzteren Falle lag indes

der Parasit quer hinter dem Darmknäuel gelagert und entsandte nur nach rechts und links Fortsätze, nicht nach vorn. Die von dem Parasiten befallenen Tiere hatten eine Rumpflänge von 600 bis 800 μ.«

S. 40f. (*Fritillaria haplostoma* Fol): »Bei einigen Tieren (Sept. 1a) waren die Keimdrüsen ganz oder bis auf geringe Reste zerstört, dagegen fand sich an ihrer Stelle ein Acineten-ähnliches Wesen, dessen unregelmäßig geformter Rumpf nach hinten gerichtet war, während von seiner Vorderfläche Fortsätze ausgingen, die nach dem Darmknäuel hin sich ausbreiteten und einen dichten Kranz bildeten. Sie waren gabelig gespalten und reich verzweigt, ihre letzten Enden liefen in ganz feine dünne Fäden aus, die schließlich sich in noch zartere Ästchen auflösen können. Der Rumpf dieser Form war in eine Reihe hintereinander liegender Scheiben, wie Sporen, zerfallen. Seinem hintersten Ende saß ein Rest der Keimdrüse auf. Diese Art oder eine ihr sehr nahe stehende Form des Parasiten kommt bei *Fritillaria pellucida* vor (vgl. diese Art).«

S. 43. (*Fritillaria formica* Fol): »Am Südrande des Nord-Äquatorialstromes und im Guineastrom wurden in je einer Position (Sept. 1a und 4b) Exemplare gefunden, deren Keimdrüsen wie bei *haplostoma* durch Acineten-artige Wesen ganz oder fast zum Schwunde gebracht waren.«

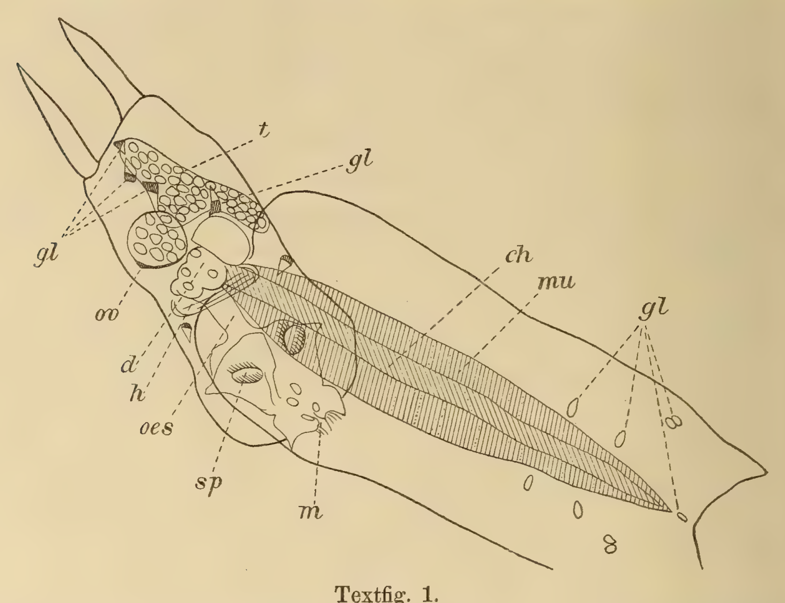
Auf meine Anfrage teilte mir Herr Professor Rhumbler mit, daß das Material der Planktonexpedition leider durch den langen Aufenthalt in Glycerin so gelitten hatte, daß er keinen Gebrauch mehr davon machen konnte. Aus einigen Skizzen Lohmanns und eigenen, die er mir übermittelte, ersah ich, was schon die kurze Beschreibung Lohmanns erkennen ließ, daß es sich, wenigstens bei einer der beiden (?) Arten, um dasselbe Tier handelte, das auch ich gefunden habe. Daß Lohmann, der wahrscheinlich nur lebendes Material gesehen hat und wohl nicht eingehend zu studieren Zeit fand, den Parasiten offenbar für ein Protozoon hielt, ist durchaus nicht zu verwundern; ich hielt ihn anfangs auch für ein solches, bis die Untersuchung mit stärkeren Vergrößerungen und die Herstellung von gefärbten Total- und Schnittpräparaten mich die wahre Natur des Tieres erkennen ließen.

Die *Lohmannella catenata*, wie man sie in den meisten Fällen zu sehen bekommt, präsentiert sich als ein langgestreckter, nach Art der Gliederwürmer segmentierter Körper, dessen Vorderende gewöhnlich dem Darmknäuel der *Fritillaria* zugekehrt ist und ihn

mit einem Kranz von verästelten Fortsätzen umgibt. Auch die in der Keimhöhle gelegenen Drüsen werden von diesen Fortsätzen umsponnen, ebenso etwa noch vorhandene Reste der Geschlechtsorgane.

Um die Lage und das äußere Ansehen des Tieres zu illustrieren, gebe ich hier eine Ansicht einer normalen *Fritillaria pellucida* mit mäßig entwickelten Gonaden (Textfig. 1) und von einer mit einem ziemlich ausgewachsenen Parasiten behaftete (Textfig. 2).

Der Körper der *Lohmannella* ist wie der des Wirtes glashell



Textfig. 1.

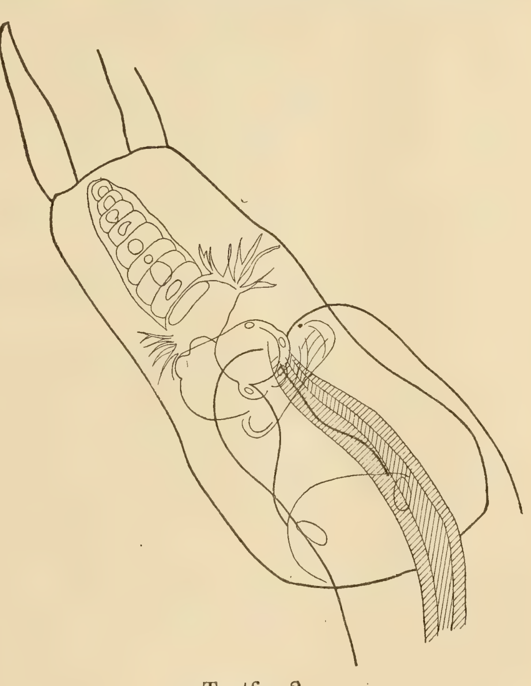
Normale *Fritillaria pellucida*. Nach dem Leben. Leitz, Obj. 1, Ok. 4. *gl*, Drüsen; *T*, Hoden; *h*, Herz; *sp*, Spiraculum; *ch*, Chorda; *ov*, Ovar; *d*, Darmknäuel; *oes*, Ösophagus; *m*, Mundöffnung; *mu*, Schwanzmuskulatur.

und durchsichtig und läßt vom histologischen Bau wenig erkennen. Ziemlich deutlich gewahrt man in jedem Segment einen zentralen, halbkugel- bis kugelförmigen Hohlraum. Wenn man etwas jüngere Stadien zu Gesicht bekommt, deren Körper zwar schon ziemlich lang ausgewachsen, aber noch nicht deutlich segmentiert ist (Taf. XI, Fig. 18), so bemerkt man bald, daß der Hohlraum ursprünglich einheitlich wie seine Umkleidung ist, und daß jedes sich bildende Segment einen Teil des Hohlraumes für sich in Anspruch nimmt.

Kerne, oder, wie ich ganz im Anfang erwartete, einen Kern, konnte ich am lebenden Objekt nicht wahrnehmen; wohl aber gelang

es mir mehrfach, bei so oberflächlicher Einstellung, daß die Hohlräume fast ganz verschwinden, ziemlich deutliche Zellgrenzen zu erkennen, die das Tier aus verhältnismäßig vielen Zellen zusammengesetzt erscheinen lassen. In diesem Falle hat man genau das Bild, wie es ein frisches Plattenepithel, von der Fläche gesehen, zeigt (Taf. X, Fig. 2).

Die vom breiteren Vorderende ausgehenden Fortsätze machen den Eindruck von Rhizopoden-Pseudopodien, die bald ziemlich breit fingerförmig, bald fein verästelt nach vorn und nach den Seiten verlaufen. Da der Darmknäuel der *Fritillaria* gewöhnlich von dunkel gefärbten Nahrungsstoffen gefüllt ist, lassen sich die über ihn hinziehenden Pseudopodien oft nicht erkennen, sondern nur die nach den Seiten abgehenden; doch zeigen Taf. X, Fig. 2 und Fig. 6, wie der ganze Darmknäuel von ihnen umsponnen wird.



Textfig. 2.
Fritillaria pellucida mit *Lohmannia catenata*. Nach dem Leben.
Leitz, Obj. 3, Ok. 1.

Der Leib der *Lohmannella* ist meist ein ziemlich regelmäßig konischer Zapfen, dessen Basis dem Darmknäuel zugewendet ist, während die abgerundete Spitze des letzten Segmentes zwischen den Hörnern das Ektoderm des Wirtes zu erreichen strebt (Textfig. 2). Doch sah ich auch manchmal etwas gekrümmte Exemplare (Taf. XI, Fig. 19), oder solche, deren Hinterende wenig schmaler als das vordere war, wobei dann die einzelnen Segmente im optischen Schnitt mehr viereckig erscheinen (Taf. X, Fig. 1). Bei genauerem Zusehen ließ sich meist noch der bisher beschriebene Parasit als von einer feinen, membranösen Hülle umgeben erkennen, von der sich zunächst nicht entscheiden ließ, ob sie ein

Bestandteil des Parasiten oder etwa eine vom Wirte um diesen herum ausgeschiedene Hülle sei. Für die erstere Ansicht sprach der Umstand, daß diese Hülle an der dem Darmknäuel abgewendeten Spitze des Zapfens starre spitzige Fortsätze trug, die etwas an die Pseudopodien des Vorderendes erinnerten, aber stets viel kleiner waren.

Soviel ließ sich am lebenden Material feststellen. Zum Fixieren verwandte ich, so ziemlich mit gleich gutem Resultat, Pikrinessigsäure nach Boveri, Pikrin-Essigsäure-Formol nach Bouin, Chloroform-Eisessig-Alkohol nach Carnoy, Flemmingsche, Herrmannsche, Perenyische und Zenkersche Flüssigkeit. (Nur Sublimatgemische ergaben keine guten Resultate.) Auch mit 5 % Formalin erzielte ich sehr gute Erfolge. Die so fixierten Objekte ließen sich gut färben; außerdem zeigten sich an Präparaten, die später einfach in dieselbe Flüssigkeit eingeschlossen und wie Glycerinpräparate umrandet wurden, Wirtstier und Parasit noch nach Monaten so, daß man sie fast mit lebenden Exemplaren verwechseln konnte. Für kleinere durchsichtige Wassertiere möchte ich diese Methode dringend empfehlen.

Von Farbstoffen gebrauchte ich Boraxkarmin, Weigertsches Pikrokarmin und Hämatoxylin nach Delafield, die alle drei sehr befriedigende Färbungen ergaben. Es wurde eine geringe Anzahl von Quer- und Längsschnitten hergestellt, doch ließen sich die meisten Fragen an gut gefärbten Totalpräparaten völlig entscheiden.

Ich gehe nun zur näheren Beschreibung der *Lohmannella* über, wobei ich zunächst nur die mehr erwachsenen Formen, wie man sie meistens findet, berücksichtigen werde. Die überwiegende Mehrzahl der von mir beobachteten Exemplare zeigte 3—6 Segmente, die schon ziemlich deutlich durch Querwände voneinander abgeschieden waren und jedes seinen eignen Hohlraum besaßen. Das längste Tier, das ich sah, wies neun wohl unterscheidbare Segmente auf (Taf. X, Fig. 3); seine Länge betrug ohne Pseudopodien 378 μ, seine größte Breite 135 μ.

Ich will hier gleich bemerken, daß die Segmentierung nicht regelmäßig so vor sich geht, daß immer am Hinterende ein neues Segment abgeschnürt wurde, sondern sie verläuft ganz unregelmäßig. Irgend ein Segment zeigt zunächst eine quere Ringfurche, die dann immer tiefer einschneidet und das Ganze schließlich in zwei Segmente teilt. Erst dann wird die Scheidewand gebildet, die auch den Hohlraum teilt. In selteneren Fällen (Taf. X, Fig. 1 und Taf. XI, Fig. 21) fand ich im Kopfstück schon zwei selbständige Hohlräume vor, noch

bevor sich das zu dem zweiten gehörige Segment abgegrenzt hatte. Den gewöhnlichen Modus der Segmentierung sieht man deutlich auf Taf. X, Fig. 4, die eins der längsten Exemplare, mit Hämatoxylin gefärbt, darstellt. Die zwei hintersten Segmente sind vollkommen gegeneinander abgegrenzt; jedes von ihnen zeigt seinen Hohlraum durch Scheidewände von den andern getrennt. Dagegen sind die beiden folgenden (von hinten nach vorn gerechnet) Segmente erst im Begriff, sich zu trennen: die Scheidewand ist noch nicht gebildet, der Hohlraum noch einheitlich. Ebenso verhalten sich die beiden nächstfolgenden. Hierauf folgt ein kurzes, aber schon in sich selbst abgeschlossenes Segment, und darauf eins, das erst undeutlich von dem pseudopodientragenden Vorderstück abgetrennt ist. Ganz ähnlich verhält sich auch das in Taf. X, Fig. 3 nach dem Leben gezeichnete Exemplar.

Fig. 4 gibt auch im übrigen ein anschauliches Bild vom Habitus unsrer *Lohmannella.*

Die Hauptmasse des segmentierten Körpers, derjenige Teil, der bei nicht sehr genauer Betrachtung allein ins Auge fällt, zeigt sich als aus einer einfachen Zellschicht bestehend, die die inneren Hohlräume umkleidet. Die Zellgrenzen sind, wie gesagt, am konservierten und gefärbten Tier nicht wahrnehmbar (auch durch Indulin konnte ich sie nicht sichtbar machen); aber die Anordnung der Kerne erweist das Gebilde, wie bei *Amoebophrya*, deutlich als ein einschichtiges Epithel.

Die Kerne sind verhältnismäßig groß, elliptisch, und mit einem stark färbbaren, kugeligen zentralen Nucleolus ausgestattet[1]. Im Nucleolus konnte ich mehrfach einen hellen Kreis, wohl eine Vakuole, wahrnehmen (Taf. X, Fig. 11).

Nach verschiedenen Messungen ergab sich als der längste Durchmesser des Kerns 12—15 μ, als der Querdurchmesser 9—13 μ. Der Durchmesser des Nucleolus betrug 3—5 μ. Auf Schnittpräparaten (Taf. X, Fig. 7) zeigte sich der Kern oft von einer schmalen, ungefärbten Zone umgeben, gleichsam in einer Vakuole liegend, was vielleicht auf Schrumpfungen bei der Reagenzienbehandlung zurückzuführen ist. Auch der Nucleolus war öfters von einer hellen Zone umgeben, wohl aus demselben Grunde (Taf. X, Fig. 11).

Die Dicke der Plasmawand, in die diese Kerne eingelagert sind, wechselt ganz außerordentlich. Ich erhielt Maße von 16—39 μ. Die

[1] Kernteilungen habe ich nirgends gesehen.

Kerne liegen in dieser Wand etwas mehr nach außen gewendet, den längsten Durchmesser senkrecht auf die Längsachse des Tieres gestellt, in ziemlich regelmäßiger Anordnung. Die Scheidewände zwischen den einzelnen Segmenten sind kernlos.

Ein ganz andres Aussehen als die übrigen hat das erste, meist dem Darmknäuel des Wirts zugewendete, mit Pseudopodien ausgestattete Segment, das ich in Zukunft der Einfachheit halber als »Kopfstück« bezeichnen werde. Hier liegen am Vorderende dieses Segments die Kerne noch viel mehr peripher, wie die Totalpräparate Taf. X, Fig. 4 u. 6, Taf. XI, Fig. 17, 18 u. 19, der Querschnitt Taf. X, Fig. 8 und der Längsschnitt Fig. 9 zeigen. Auch sind diese Kerne stärker färbbar als die andern; sie lassen keinen Nucleolus erkennen, sondern sind gleichmäßig fein granuliert. Sie sind von ganz unregelmäßiger Gestalt, klumpig, rundlich, oft auch länglich, fast stabförmig, in diesem Falle steht auch ihre Längsachse meist senkrecht auf der Längsachse des Tieres (Taf. X, Fig. 5). Ich habe viele dieser Kerne gemessen und will hier die Maße von dreien derselben anführen, um die große Variabilität zu illustrieren:

I.	Länge	51,0 μ,	größte Breite	9,0 μ.
II.	»	15,0 μ,	» »	7,5 μ.
III.	»	13,5 μ,	» »	4,5 μ.

Zum Vergleich habe ich in Taf. X, Fig. 11 einige Kerne aus den auf das Kopfstück folgenden Segmenten, in Fig. 12 einige Kerne aus dem Kopfstück, bei derselben Vergrößerung gezeichnet, abgebildet. (Es sind dies nicht eben dieselben Kerne, deren Maße oben angegeben wurden. Alle diese Kerne sind in einem und demselben Präparat enthalten.)

Von diesen größeren Kernen des Kopfstückes scheint mit ziemlicher Regelmäßigkeit jeder einem Pseudopodium anzugehören. Ich nenne diese Gebilde mangels eines besseren Ausdrucks Pseudopodien (»Tentakel« scheint mir noch weniger zu passen), obwohl nach dem eben Gesagten jedes einzelne den Formwert einer Zelle besitzt, und obwohl ich nichts darüber aussagen kann, ob die *Lohmannella* diese »Pseudopodien« willkürlich einzuziehen und an beliebiger Stelle wieder auszustrecken vermag. Ich glaube letzteres aber nicht, wenn ich auch ganz schwache Bewegungserscheinungen, Verkürzungen und Verlängerungen, an ihnen wahrgenommen zu haben glaube.

Auf die Form dieser Pseudopodien werde ich noch weiter unten näher einzugehen haben; zunächst will ich mich mit den erwähnten,

zu ihnen gehörigen Kernen beschäftigen, die ich einfach als »Pseudopodienkerne« bezeichnen will. Am Totalpräparat wie an Quer- und Längsschnitten gewinnt man den Eindruck, als seien diese Kerne mit dem wenigen, sie umhüllenden Plasma aus Raummangel gleichsam herausgequollenes Material. Ich habe in meiner vorläufigen Mitteilung dieses Material mit dem aus einem übervollen Trinkglase herausgequollenen Schaum verglichen; und ich finde in der Tat keinen treffenderen Vergleich. Betrachten wir z. B. Taf. XI, Fig. 18. Der Körper des Tieres gleicht einem Becher, dessen Öffnung durch eine dünne, kernlose, etwas nach außen gewölbte Membran verschlossen ist. Rings um den Rand dieses Bechers sitzen die Pseudopodienkerne diesem dicht an und senden, wie Taf. X, Fig. 4 am deutlichsten zeigt, ihre Pseudopodien nach oben und nach den Seiten aus. Fast stets trifft zu, was ich in meiner vorläufigen Mitteilung besonders betont habe, nämlich, daß da, wo Pseudopodienkerne vorhanden sind, dafür an dieser Stelle die inneren Kerne, die »Körperkerne«, fehlen, so daß auch an dieser Stelle die Lagerung der Kerne eine Zweischichtigkeit nicht zum Ausdruck bringt (vgl. die Querschnitte Taf. X, Fig. 7 u. 8). Nur in zwei Fällen, von denen der eine in Taf. XI, Fig. 19 dargestellt ist, reichten die Pseudopodienkerne bis in die Region der Körperkerne hinab, so daß ein Querschnitt durch den hintersten Teil des Kopfstückes zwei Kernschichten zeigen müßte. Da es sich aber beide Male um noch verhältnismäßig junge Individuen handelt, glaube ich, daß hier später auch das normale Verhalten eingetreten wäre.

Dieses oben mit dem Schaum am Trinkbecher verglichene Material nun, die Pseudopodienkerne mit der sie umgebenden Protoplasmamasse, bietet die Ansatzstelle für die eingangs erwähnte Membran, die ich im folgenden als »Hüllmembran« bezeichnen werde. Das »übergequollene« Material, das am Kopfstück peripher angelagert ist und das Vorderende desselben mehr oder weniger weit umgreift, setzt sich nach hinten rund um den Körper herum in die Hüllmembran fort. Diese vollständig kernlose Membran umgibt den ganzen segmentierten Körper wie ein dünner Sack. Gewöhnlich ist zwischen dem segmentierten Körper und der Hüllmembran ein geringfügiger, aber wohl erkennbarer Zwischenraum zu bemerken, doch kann die Membran dem Körper stellenweise auch ganz dicht anliegen. Auf Taf. X, Fig. 3, 4 und Taf. XI, Fig. 18, 19 ist sie deutlich zu sehen.

Da sie, besonders an lebenden Exemplaren, nicht immer deutlich zu erkennen ist, und da ich sie auch zuerst, als ich nur lebendes

Material untersuchte, zeitweise für ein Ausscheidungsprodukt des Wirtstieres hielt, habe ich sie bei mehreren nach dem Leben angefertigten Zeichnungen (Taf. X, Fig. 1, 2, Taf. XI, Fig. 21) weggelassen. (Es ist auch möglich, daß sie im einen oder andern dieser Fälle wirklich nicht mehr vorhanden war, wie ich später auseinandersetzen werde.)

Was mich zuerst auf den Gedanken brachte, daß dieses Gebilde doch ein Bestandteil des Parasiten sei, war die schon erwähnte, auffallende Erscheinung, die ich mehrfach am Hinterende des Sackes beobachtete. Hier nämlich zeigten sich vielfach spitz zulaufende kurze Fortsätze, die etwas an die Pseudopodien des Vorderendes erinnerten (Taf. X, Fig. 3, 4, Taf. XI, Fig. 18, 19). Aber der Habitus dieser »Membranfortsätze«, wie ich sie bezeichne, ist doch ein ganz anderer als der der Pseudopodien. Sie sind kernlos, starr und gerade, nicht verästelt, sie umgreifen oder umspinnen kein Organ des Wirtes und dienen dem Parasiten keinesfalls zur Nahrungsaufnahme. Auf mich machten sie fast den Eindruck eines rudimentären Organs. Auch konnte ich sie in manchen Fällen nicht nachweisen, ein Umstand, auf den ich noch zurückkommen werde.

Eine weitere Erscheinung, die ich später noch zu besprechen haben werde, zeigte die Hüllmembran einiger Exemplare von *Lohmannella*. Hier setzte sich nämlich das zu den Pseudopodienkernen gehörige Material nicht direkt in die feine Hüllmembran fort, sondern etwa bis an die Ansatzstelle des auf das Kopfstück folgenden Segments oder noch etwas weiter erstreckte sich eine deutlich sichtbare Membranverdickung, die dann ziemlich plötzlich abnahm und in die eigentliche Hüllmembran überging. Diese Membranverdickung ist scharf vom übrigen Körper des Tieres getrennt (Taf. X, Fig. 6) und zeigt sich von da an, wo sie sich von dem den Pseudopodienkernen angehörigen Material sondert, kernlos und rein protoplasmatisch. Nur in einem Falle entdeckte ich im optischen Längsschnitt jederseits an der Außenseite der Membranverdickung einen kleinen, platten Kern angelagert. Dies ist der zweite der beiden oben erwähnten Fälle, in denen eine Zweischichtigkeit des Kopfstückes durch die Lagerung der Kerne zum Ausdruck kam. Auch hier handelte es sich um ein noch ziemlich junges Individuum.

Was die Hohlräume im Inneren des segmentierten Körpers angeht, so sind sie von ziemlich unregelmäßiger Gestalt, kugelig, halbkugelförmig, elliptisch, usw. Im allgemeinen nähern sie sich, je mehr sich das Segment von den übrigen abschnürt, um so mehr der

Kugelform (Taf. XI, Fig. 21), doch können sie auch birnförmig sein. Irgend ein Inhalt ließ sich in ihnen nicht nachweisen. Am unregelmäßigsten gestaltet, und zugleich auch in der Größe sehr wechselnd ist der Hohlraum des Kopfstückes (vgl. Taf. X, Fig. 1, 4, 5, 6, 8, Taf. XI, Fig. 20). Er ist hier auch oft weniger scharf begrenzt, oder wenigstens sind die Grenzen nicht so gut unterscheidbar. In manchen Fällen zeigte sich der zentrale Hohlraum des Kopfstückes umgeben von einer Menge großer, unregelmäßig gestalteter Vakuolen (Taf. X, Fig. 8), die ich nicht auf beim Konservieren eingetretene Schrumpfungen zurückzuführen geneigt bin.

Wie dieser so auffallend gestaltete Körper sich entwickelt, konnte ich, soweit nämlich die Entwicklung im Innern des Wirtstieres vor sich geht, an einer Reihe von Präparaten recht gut verfolgen. Das Material hierfür ist ziemlich selten, und außerdem sind die Anfangsstadien nur sehr mühsam zu bekommen. Beim Suchen danach an lebenden Fritillarien muß man sich wegen der großen Zartheit und der geringen Lebenszähigkeit dieser Tiere ziemlich beeilen und kann also keine besonders starke Vergrößerung anwenden, weshalb man diese kleinen Formen leicht übersieht oder mit den noch unreifen Gonaden des Wirtes verwechselt. Mein Material von Entwicklungsstadien wäre somit ein völlig unzureichendes gewesen, wenn ich nicht glücklicherweise alle nicht oder scheinbar nicht infizierten Fritillarien konserviert und mitgenommen hätte, die ich überhaupt erlangen konnte. Ebenso nahm ich große Quantitäten von in toto konserviertem Auftrieb mit, aus dem ich dann in München die Fritillarien heraussuchte. Dieses große Material wurde gefärbt und Stück für Stück in Nelkenöl untersucht. Dieses Verfahren ist allerdings sehr mühselig und zeitraubend; aber ich glaube, daß es das einzige ist, das zum Ziele führen kann. Jedenfalls erhielt ich auf diese Weise eine Reihe von jungen, für die Kenntnis unsres Parasiten sehr wertvollen Exemplaren.

Die jüngsten Stadien, die ich besitze, sind in den Fig. 13—15 abgebildet. Die beste Vorstellung von diesem Stadium gibt Fig. 14. Das Tier ist auf dieser Entwicklungsstufe völlig zweischichtig, es gleicht fast genau einer typischen Gastrula, nur scheint die Stelle, wo der Urmund zu suchen wäre, verschlossen, wenn auch hier die Kerne jetzt schon fehlen. Auf Fig. 13 sieht man zwar an dieser Stelle einen rundlichen, hellen Fleck, der eine Öffnung darstellen könnte. Doch ist dies der einzige Fall einer derartigen Andeutung,

und ich möchte daher kein größeres Gewicht darauf legen, bis nicht weitere, und womöglich noch jüngere Stadien bekannt geworden sind. Zum weiteren Unterschied von einer echten Gastrula sind auf allen diesen Bildern schon einige wenige Pseudopodien zu sehen; so zeigt der optische Schnitt Fig. 14 schon jederseits einen fingerförmigen Fortsatz, die das noch ganz intakte große Ovarium des Wirtes umgreifen. Vom Hoden ist auf diesem Präparat schon nichts mehr zu sehen.

Die beiden Schichten des Gastrula-förmigen Gebildes sind überall deutlich voneinander abgesetzt, so daß die Innenschicht als eine geschlossene Hohlkugel innerhalb der äußern liegt. Sie besitzt einen Hohlraum, der völlig exzentrisch dem Vorderende genähert liegt, wodurch hier die Wand auf eine ganz unscheinbare Schicht reduziert wird. Ähnlich wie der Hohlraum zu der innern Kugel, verhält sich diese zu der äußern Umhüllung. Jedoch ist auf diesem Stadium die kernlose Wand, die das Vorderende verschließt, verhältnismäßig noch bedeutend dicker als auf späteren Stadien, wo man auch die beiden Schichten, aus denen sie gebildet ist, nicht mehr zu unterscheiden vermag.

Die Differenz der Kerne zeigt sich schon ganz deutlich. Die der Innenschicht haben die charakteristische elliptische Form und den runden, stark färbbaren Nucleolus; die der Außenschicht sind schon etwas größer, unregelmäßiger geformt und anders färbbar. (In Fig. 14 sind sie dunkler, in Fig. 15 auffallenderweise heller gefärbt als die Innenkerne.) Fig. 15 zeigt bereits die künftigen Membranfortsätze an der Außenschicht, ebenso Fig. 13. Die Größe der Innenkerne ist nicht sehr verschieden von der bei älteren Exemplaren beobachteten. Der Längsdurchmesser eines derselben (in Fig. 14) beträgt 9,5 μ, der Querdurchmesser 7 μ, der Durchmesser des Nucleolus 3 μ. Von den Außenkernen erhielt ich Maße zwischen 7 und 13 μ. Das ganze Tier ist 54 μ lang und 84 μ breit. Die von der Innenschicht gebildete Hohlkugel ist 36 μ lang und 48 μ breit. Die Dicke der Außenschicht beträgt hinten 5 μ, seitlich 15—18 μ, vorn 3 μ.

Das in Fig. 13 dargestellte Exemplar ist wesentlich kleiner. Seine Länge beträgt 38, seine Breite 66 μ. Die Maße der innern Hohlkugel sind 30 und 42 μ. Ein Innenkern zeigt eine Länge von 10, eine Breite von 8,5 μ, sein Nucleolus hat einen Durchmesser von 4 μ. Der größte Außenkern ist 13,5 μ lang und 10,5 μ breit.

Auch die geringe Anzahl der Kerne erweist das Gebilde als das

jüngste mir bekannte Stadium. Jedoch möchte ich die weitere Besprechung dieser Form auf eine andre Gelegenheit verschieben.

Die nächste Veränderung, die mit der jugendlichen *Lohmannella* vor sich geht, stellen die Figuren 16 und 17 (Taf. XI) dar. Der ganze innere Körper des Tieres ist unter Vermehrung seiner Kerne und unter Vergrößerung seines innern Hohlraums in die Länge gewachsen, und hat dabei die Außenschicht, die offenbar eines selbständigen Wachstums und einer genügend raschen Vermehrung ihrer Elemente nicht fähig ist, vor sich hergetrieben und dabei natürlich zu einem dünnen Häutchen, der Hüllmembran, ausgedehnt. Die Kerne der Außenschicht, offenbar die späteren Pseudopodienkerne, bleiben um das Vorderende herum liegen. Am Hinterende liegen die Membranfortsätze. Diese sahen wir bei Fig. 13 und 15 mehr seitlich als hinten hervorragen, und zwar in Fig. 13 in zwei getrennten Gruppen. Auch Fig. 17 zeigt noch eine kleine Gruppe von Membranfortsätzen an einer Seite; das Endergebnis des Wachstums scheint aber stets das zu sein, daß sie zusammen am Hinterende des Tieres liegen.

Wir sehen nun den Körper der *Lohmannella* rasch nach hinten weiter wachsen, wobei die Pseudopodienkerne mit dem sie umhüllenden Material auf einen relativ immer geringeren Raum am Vorderende des Kopfstückes zusammenschmelzen. Offenbar wird dieses Plasmamaterial währenddessen zum großen Teil zur Neubildung von Pseudopodien verwendet; denn bei älteren Stadien finden sich deren viel mehr als bei jüngeren. Auch die Zahl der Pseudopodienkerne muß sich vermehren, aber langsamer; denn die jüngsten Stadien besitzen mehr Pseudopodienkerne als Pseudopodien, während bei älteren Tieren auf jedes Pseudopodium ein Kern kommt.

Wenn nun der Innenkörper des Parasiten eine gewisse Länge erreicht hat, so beginnt er sich durch quere Ringfurchen einzuschnüren (Taf. XI, Fig. 18) und es folgt der Segmentationsprozeß, wie ich ihn oben geschildert habe. Die Zahl der Segmente und die Länge des Tieres nehmen nun meist so lange zu, bis das Hinterende des Parasiten ungefähr die äußere Wand der Keimhöhle zwischen den Hörnern der *Fritillaria* erreicht hat. Ist dies geschehen, so lockert sich der Verband der einzelnen Segmente untereinander etwas (Taf. XI, Fig. 20), und die einzelnen Segmente fangen an sich abzurunden. Zuletzt bilden sie sich zu hohlen, einschichtigen, völlig einer Blastula ähnlichen Kugeln um (Taf. XI, Fig. 21, 22); was dabei mit den bisherigen kernlosen Scheidewänden geschieht, vermag ich nicht anzugeben. Die äußere Wand der Keimhöhle wird nun eben zwischen den Hörnern

durchbrochen (wobei vielleicht die spitzen Membranfortsätze eine Rolle spielen?), hierauf platzt die Hüllmembran, und die einzelnen Hohlkugeln gelangen ins Freie. Da diese Hohlkugeln zwar eine große Ähnlichkeit mit einer typischen Blastula zeigen, aber nicht wie diese einem typischen Furchungsprozeß ihre Entstehung verdanken, will ich ein solches Gebilde als ein Blastoform bezeichnen.

Ich habe mehrere Exemplare von *Lohmannella* eingefangen und beobachtet, die dem in Fig. 21 abgebildeten glichen. Ein geringer Reiz, gewöhnlich schon das Herauspipettieren und Übertragen auf den Objektträger, oder auch ein noch so vorsichtig aufgelegtes und noch so ausgiebig gestütztes Deckgläschen, oder endlich die beginnende Verdunstung des Seewassers, kurz, der geringste Reiz löste diesen Vorgang sehr plötzlich aus. Mit großer Geschwindigkeit, und mit verhältnismäßig nicht geringer Gewalt wurde ein Blastoform nach dem andern eine ziemlich große Strecke weit ins umgebende Wasser hinausgestoßen. Dasselbe geschah beim Fixieren. Es gelang mir nie, eine ganze Kette von vier bis fünf Blastoformien, wie ich sie öfters fand, in ihrer natürlichen Lage im Wirtstier zu konservieren. Beim Zusatz von Fixierungsflüssigkeiten wurden die Blastoformien ebenso rasch hinausgeschleudert; und ich bin nur so weit gekommen, ein Kopfstück mit einem dahinter liegenden Blastoform konservieren und färben zu können. Dieses Blastoform zeigt eine in der Längsrichtung etwas abgeplattete Kugelform: sein Längsdurchmesser beträgt 105, sein Querdurchmesser 132 μ. Der Hohlraum ist ausnahmsweise birnförmig (meist ist er kugelig). Die größte Dicke der Wand ist 39 μ. Die Kerne unterscheiden sich nicht von denen der noch nicht abgelösten Segmente. Das zurückgebliebene Kopfstück beginnt gleich nach der Abstoßung der Blastoformien wieder neue Segmente zu bilden, die auf dieselbe Weise abgerundet und ausgestoßen werden. Die einmal gesprengte Hüllmembran schließt sich nun aber nicht wieder, sondern scheint vielmehr völlig zu degenerieren. Hieraus erkläre ich mir das Fehlen der Hüllmembran auf einigen Präparaten; namentlich macht mir das auf Taf. X, Fig. 1 abgebildete Tier den Eindruck, als ob es zum zweitenmal proliferierte, da die Hinterfläche des letzten Segments so außergewöhnlich breit ist (vgl. Taf. X, Fig. 5).

Ich habe mehrere in reines Meerwasser ausgestoßene Blastoformien lange beobachtet, ohne eine Bewegungserscheinung, Cilienbildung oder sonst irgend eine Veränderung an ihnen wahrnehmen zu können. Nach Verlauf etwa einer Stunde gingen sie stets zugrunde. Auch versuchte ich sie in Gefäßen mit Meerwasser zu

züchten, und zwar mit normalen jungen und älteren Fritillarien zusammen, um etwas über den Vorgang der Infektion zu erfahren — leider ganz ohne Erfolg, da beides, Blastoformien und Fritillarien, stets innerhalb weniger Stunden abstarben.

Gleichwohl bin ich überzeugt, daß diese Blastoformien ein wichtiges, wenn nicht das einzige Mittel zur Übertragung der Infektion auf andre Fritillarien darstellen. Wie diese vor sich geht, darüber kann man allerdings nur Vermutungen äußern. Ich habe öfters, besonders auch in dem von Messina stammenden Auftrieb, Exemplare von *Fritillaria pellucida* gefunden, bei denen die Gonaden oder wenigstens die Hoden in eine sehr große Zahl von verschieden großen, teils kugeligen, teils unregelmäßig geformten Stücken zerfallen war (Taf. XI, Fig. 23). Da ich weiß, daß die jüngsten, von mir mit Sicherheit erkannten Parasiten eine ähnliche Wirkung hervorrufen[1], so liegt es nahe, auch hier eine *Lohmannella* als Ursache dieser Erscheinung zu vermuten. Ich weiß nicht, wie das jüngste, eben eingedrungene Tier aussehen mag, und ob es nicht unter den verschiedenen Klumpen und Kugeln (es sind viele Hohlkugeln darunter) sitzt.

Nachdem die *Lohmannella* in ihrer typisch zweischichtigen Gestalt, wie sie in Fig. 13—15 abgebildet ist, von der Keimhöhle Besitz ergriffen und irgend einen Teil der Gonaden in Angriff genommen hat, verschwinden diese Fragmente meist sehr schnell, und wenn der Parasit nur etwas größer geworden ist und beginnt, sich an den Darmknäuel anzulegen, so findet man nur sehr selten noch Reste der Genitalien in der Keimhöhle vor. Ein einziges Mal fand ich ein schon ziemlich großes Exemplar mit vier Segmenten, das in der gewohnten Weise den Darmknäuel mit seinen Pspeudopodien umsponnen hatte, während sein Körper in beträchtliche Mengen vollständig zerfallener Gonadenreste eingebettet lag.

Auch auf den Verdauungstraktus des Wirtes übt der Parasit eine deutlich erkennbare Wirkung aus. Bevor ich auf diesen Prozeß näher eingehe, muß ich von einigen Erscheinungen sprechen, die normalerweise bei zunehmender Geschlechtsreife der *Fritillaria pellucida* (und wohl auch andrer Fritillarienarten) eintreten.

---

[1] Und zwar, wie es scheint, nicht rein mechanisch, sondern durch ihre bloße Gegenwart in der Keimhöhle; denn wenn das ganz junge zweischichtige Tier zum Beispiel das Ovar angegriffen hatte (Fig. 14) und den Hoden noch gar nicht erreicht haben konnte, war dieser doch schon in unzählige Fragmente zerfallen oder ganz verschwunden. Vielleicht wird vom Parasiten ein Giftstoff ausgeschieden, der diese Wirkung auf die Gonaden äußert?

Seeliger (»Tunikaten« in Bronns Klassen und Ordnungen des Tierreichs, III. Bd., Suppl. S. 131) sagt: »Bei manchen Formen scheint schon während des Beginnes der Geschlechtsreife, noch bevor der Hoden seine volle Reife erlangt hat, eine Atrophie des Elterntieres sich einzuleiten..... Gewöhnlich aber beginnt erst nach dem Ausstoßen der Spermatozoen die Rückbildung, die sich auf alle Organe, mit Ausnahme der Schwanzmuskulatur und natürlich des Ovariums, erstrecken kann....«

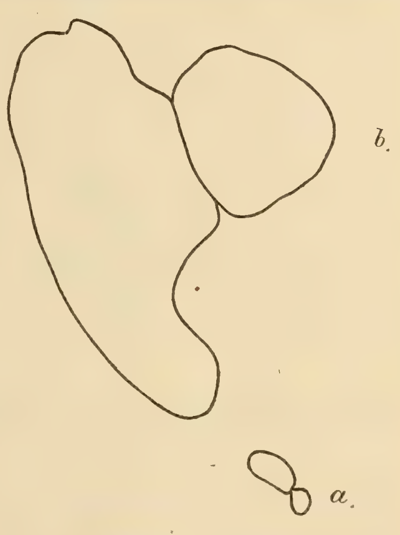
Besonders den ersten Teil dieser Aussage konnte ich an den außerordentlich zahlreichen Exemplaren von *Fritillaria pellucida*, die ich untersuchte, vielfach bestätigen. Das erste Zeichen dieser beginnenden Degeneration, das mir auffiel, zeigt sich an den Kernen des Epithels des Darmknäuels. Schon in einem Stadium, wo die Appendicularie noch keineswegs ausgewachsen ist, und wo die Gonaden noch kaum die Hälfte ihres definitiven Umfangs erreicht haben, beginnen diese Kerne, die erst regelmäßig rund oder oval gestaltet sind und einen großen, stark färbbaren, kugeligen Nucleolus umschließen, unregelmäßige, lappige Fortsätze auszusenden. Zugleich verschwinden die Nucleoli, und der ganze Kern erscheint gleichförmig von kleinen Chromatinpartikelchen durchsetzt. Von hier an bis zur Reife des Hodens und dem Austritt des Spermas wachsen diese Kerne immer weiter an, wobei ihre Form immer amöbenartiger wird (»geflammter Kern« der Autoren) und zugleich immer ärmer an Chromatin. Ich besitze einige Präparate von solchen Fritillarien, bei denen das Ovar sehr groß und mit fast reifen Eiern gefüllt ist, während das Sperma teilweise schon entleert ist und den ganzen Körper bedeckt oder erfüllt. Bei diesen Tieren sind die Kerne der Darmwand ganz exzessiv vergrößert. Hierauf erfolgt die Reifung und Ausstoßung der Eier. Mit diesem Prozeß Hand in Hand geht eine vollständige Degeneration fast des ganzen Fritillarienkörpers. Der Kiemendarm wird ganz unförmlich und unkenntlich; im Darmknäuel verschwinden die Kerne völlig.

Ich besitze u. a. ein Exemplar, das nur noch etwa ein Dutzend reifer Eier in der Keimhöhle trägt, und bei dem dieser Auflösungsprozeß am weitesten fortgeschritten ist. Wenn ich es nicht unter dem Mikroskop noch ziemlich lebhafte Bewegungen des Ruderschwänzchens hätte ausführen sehen, so würde ich das gefärbte Präparat für ein von einem lange abgestorbenen Tier angefertigtes halten.

Von Kiemendarm und Herz ist nichts mehr zu unterscheiden, auch der Darmknäuel macht einen sehr reduzierten Eindruck. Durch

Färbung waren in seinem Epithel keinerlei Kernelemente mehr nachzuweisen.

Wir sehen also, daß der oben geschilderte »geflammte Kern« ein Zeichen beginnender Degeneration ist. Sein Auftreten möchte ich zurückführen auf die ungeheure Steigerung der Ansprüche, die mit dem Wachstum der Gonaden an die Leistungsfähigkeit des Verdauungstraktus notwendig gestellt werden müssen. Ich habe in Textfigur 3 *a* die Umrisse der Gonaden einer jungen *Fritillaria pellucida* dargestellt, in Fig. 3 *b* bei derselben Vergrößerung die einer fast geschlechtsreifen. Dem Tier, dem Fig. 3 *a* entnommen ist, gehören die in Textfig. 4 *a* abgebildeten Kerne der Darmwand an; zu Fig. 3 *b* gehört, wieder mit derselben Vergrößerung gezeichnet, Fig. 4 *b*.

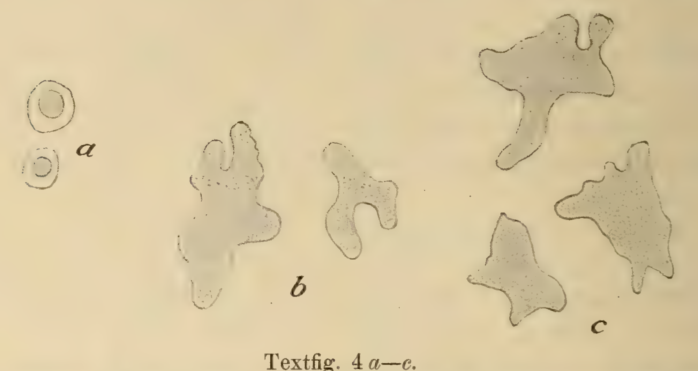


Textfig. 3 *a* und *b*.
a, Gonaden einer jungen *Fritillaria pellucida*.
b, Gonaden einer älteren *Fritillaria pellucida*.
Leitz, Obj. 7, Ok. 1. Pikrokarmin.

Der enorme Größenunterschied der dargestellten Gonaden spricht am besten für meine Ansicht. Ich verweise auch auf R. Hertwigs (17) bekannte Ansicht, daß die Kerngröße mit der von der Zelle geleisteten Arbeit zunimmt.

Textfig. 4 *c* zeigt nun ein paar Kerne aus der Magenwand einer von *Lohmannella* befallenen *Fritillaria*. Ich erinnere mich nicht, ein infiziertes Exemplar von *Fritillaria pellucida* gesehen zu haben (nämlich, wenn der Parasit schon den Darmknäuel angegriffen hatte), das nicht gleichfalls in der Wand des Darmknäuels dieselbe Erscheinung der geflammten Kerne mehr oder weniger ausgeprägt gezeigt hätte. Und zwar befanden sich darunter Tiere, die, nach ihrer Größe und der Größe ihrer Keimhöhle zu schließen, noch sehr jung waren und normalerweise Kerne wie die in Fig. 4 *a* abgebildeten hätten aufweisen müssen. Es scheint also, daß der Parasit, nachdem er die völlige Kastration des Wirtes herbeigeführt hat, dessen Leben wenigstens nicht wesentlich abkürzt, sondern die langsam tötende Wirkung der durch ihn ersetzten Gonaden ausübt. Auch die Ursache dürfte wohl dieselbe sein; denn auch durch die Anwesenheit der *Lohmannella*

ist offenbar der Verdauungstraktus des Wirtstieres zu übermäßigen Leistungen gezwungen. Denn obwohl es nicht direkt wahrnehmbar ist — ich konnte nie innerhalb der Pseudopodien irgend welche Strömung sehen —, zweifle ich nicht daran, daß die *Lohmannella* vermittels ihrer Pseudopodien ihre Nahrung direkt aus den umsponnenen Gewebeteilen der *Fritillaria* bezieht, also meist aus dem Darmknäuel. Ob in Form von kleinen Partikelchen oder in flüssiger Form, wage ich nicht zu entscheiden. Für gewöhnlich findet man keinerlei Anhäufungen von Nährstoffen im Innern des Parasiten, besonders



Textfig. 4 *a—c*.
Kerne der Darmwand. *a*, einer jungen, *b*, einer älteren, *c*, einer von *Lohmannella* infizierten *Fritillaria pellucida*. Leitz, Obj. 7, Ok. 1. Pikrokarmin.

niemals in den Hohlräumen der Segmente oder in den Blastoformien. Nur einmal fand ich etwas, das sich so deuten ließe. In Fig. 15 (Taf. XI) ist in der äußeren Schicht des jungen Tieres ein großer, intensiv gefärbter Klumpen in das Plasma eingelagert. Da er in Größe und Habitus zu sehr von den Außenkernen verschieden ist, um einen solchen vorstellen zu können, so möchte dieses Gebilde vielleicht doch als aufgespeicherte Nahrung zu deuten sein.

In Fig. 24 (Taf. XI) gebe ich noch ein Bild, das mich erst glauben ließ, die *Lohmannella* nehme ihre Nahrung in fester Gestalt zu sich. Hier scheint der Parasit ein großes Fragment vom Hoden seines Wirtstieres förmlich zu verschlingen, und zwar durch eine Öffnung am Vorderende des Kopfstückes in den vordersten Hohlraum hineinzupressen. Nachdem ich mich aber durch in verschiedenen Ebenen geführte Längsschnitte überzeugt habe, daß die das Vorderende verschließende, kernlose Plasmawand keine Öffnung aufweist (Taf. X, Fig. 9) kann ich mir das Bild nur so erklären, daß der Parasit sich an das zu verzehrende Stück so andrückt, daß dadurch die ver-

schließende Membran in den Hohlraum des Kopfstückes hineingestülpt wird. Ich erwähne und zeichne den Fall absichtlich, um alles zu geben, was auf die Ernährungsart der *Lohmannella* Licht werfen könnte; ich glaube aber bestimmt, daß sie sich ausschließlich vermittels der Pseudopodien ernährt.

Ein weiterer Beweis dafür ist mir die Ähnlichkeit zwischen denjenigen Kernen von Wirt und Parasit, die die Verdauungstätigkeit regeln; denn wenn meine Annahme richtig ist, so müssen bei der *Lohmannella* die Pseudopodienkerne diese Funktion ausüben. Ebenso wie die Kerne der Darmwand bei älteren Fritillarien sind sie größer, unregelmäßiger geformt als die andern Kerne, entbehren des Nucleolus und zeigen das Chromatin in Form einer regelmäßigen Granulation im ganzen Kern verteilt (vgl. Taf. X, Fig. 12 und Textfig. 4).

Ich habe noch einen Ausnahmefall zu erwähnen, den ich nur zweimal beobachten konnte, nämlich, daß die *Lohmannella* unregelmäßig segmentiert war. Im einen Falle konnte ich weiter nichts Auffälliges bemerken, außer, daß die einzelnen Segmente unregelmäßig drei- bis vieleckig gestaltet und nicht in einer Reihe hintereinander angeordnet, sondern untereinander geschachtelt waren; das Kopfsegment hatte sein normales Aussehen.

Im zweiten Falle (Taf. XI, Fig. 25) schien der ganze Parasit krankhaft verändert. Daß es sich einfach um Auflösungserscheinungen nach dem Absterben des Tieres handelte, schien mir nicht der Fall zu sein, da ich öfters unsern Parasiten absterben und zerfallen sah, was ein ganz andres Bild zu bieten pflegte. Außerdem war in diesem Falle die *Fritillaria* selbst noch ganz munter. Was allerdings die hier kurz zu beschreibende Abnormität zu bedeuten hat, und ob sie für die Kenntnis der *Lohmannella* überhaupt von Wichtigkeit ist, kann ich nicht entscheiden.

Die äußere Form und Anordnung der Segmente war ungefähr dieselbe wie in dem vorhin erwähnten Fall. Jedoch zeigte sich am gefärbten Präparat, daß die Kerne nur stellenweise das gewöhnliche Aussehen hatten. Von den Körperkernen waren einige vergrößert und ohne Nucleolus, etwa von dem Aussehen und der Struktur der Pseudopodienkerne. An vielen Stellen, wie zum Beispiel im hintersten Segment, fehlten sie ganz. Dafür war das Innere mehrerer Segmente ausgefüllt von einer sehr stark gefärbten, streifig oder klumpig angeordneten Masse.

Am meisten verändert war das Kopfstück. Es war blasig aufgetrieben, unregelmäßig geformt und ohne deutlich erkennbaren

Hohlraum. Stärker gefärbte, gestalt- und strukturlose Massen waren an verschiedenen Stellen eingelagert. Am Vorderende war nur ein einziges, kleines, fingerförmiges Pseudopodium zu erkennen. Das Tier war normalerweise mit dem Vorderende gegen den Darmknäuel des Wirtes hin gewendet.

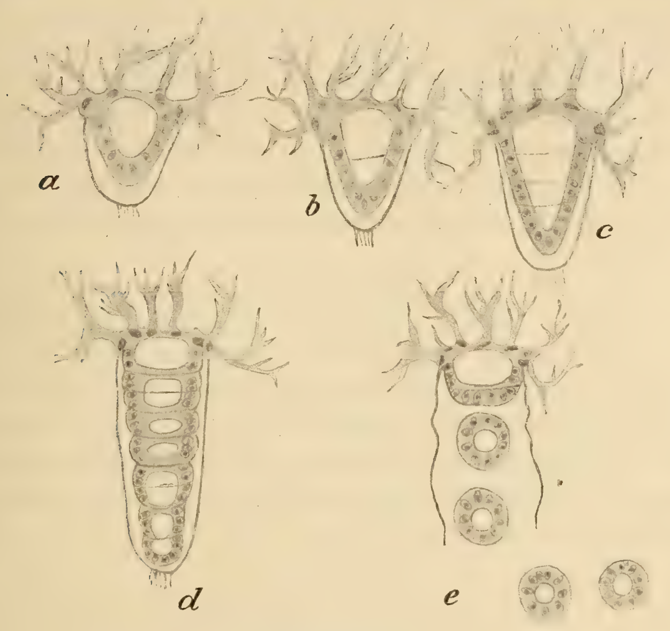
Bevor ich nun auf die Stellung der *Lohmannella* im System der Tiere zu sprechen komme, habe ich noch eines Dimorphismus zwischen den von mir untersuchten Exemplaren zu gedenken, der mich veranlaßt hat, die Gattung *Lohmannella* vorläufig in zwei Arten zu zerlegen. Es ist natürlich auch denkbar, daß es sich um zwei verschiedene Zustände desselben Tieres, etwa um einen Geschlechtsdimorphismus, Generationswechsel oder dergleichen handeln könnte; allein solange wir nichts Näheres über die Fortpflanzung unsres Tieres wissen und insbesondere von geschlechtlicher Fortpflanzung keinerlei Andeutung gefunden haben, scheint es mir am besten, die beiden Formen, die mehrere auffällige Verschiedenheiten aufweisen, als zwei verschiedene Arten zu beschreiben.

In den Textfigg. 5 und 6 habe ich eine schematische Skizze des Habitus und der Entwicklungsweise beider Formen gegeben.

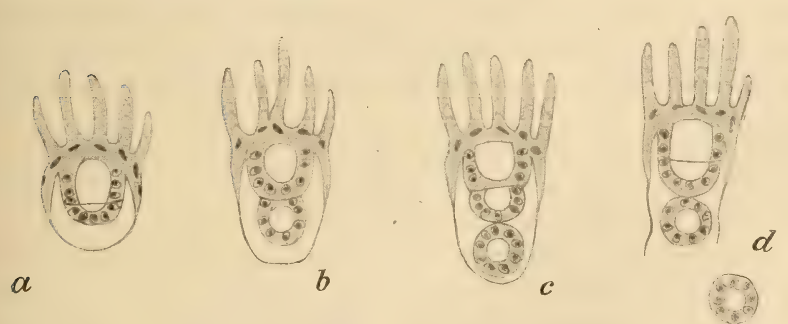
Lohmannella catenata (Fig. 5 *a—e*) ist die bei weitem häufigere Form. Von meinen Exemplaren gehören etwa 75 % dieser Art an. Sie unterscheidet sich von *Lohmannella paradoxa* nov. spec. (Fig. 6 *a—d*) zunächst durch die reich verästelten Pseudopodien, womit sie den Darmknäuel und die umliegenden Organe des Wirtstieres umspinnt. In Taf. X, Fig. 10 habe ich ein solches Pseudopodium dargestellt, wie es eine der einzelligen Drüsen der *Fritillaria* umgreift. Taf. X, Fig. 5 stellt ein Kopfende von *Lohmannella catenata* dar, das schon einmal fertige Blastoformien abgestoßen hat und eben aufs neue zu proliferieren beginnt. Taf. X, Fig. 6 stellt genau dasselbe Stadium von *Lohmannella paradoxa* dar. Der Unterschied in der Form der Pseudopodien fällt sofort in die Augen. Bei der ersten Form sind sie reich verästelt; die einzelnen Äste laufen in feine Spitzen aus. Bei *Lohmannella paradoxa* dagegen sind sie einfach und unverzweigt, stumpf lappen- bis fingerförmig, und reich vakuolisiert. Noch ein weiterer Unterschied fällt an diesen beiden Figuren auf: Bei *Lohmannella catenata* geht die Hüllmembran ohne weiteres direkt aus der Pseudopodienregion hervor; bei *Lohmannella paradoxa* dagegen ist erst eine deutliche Membranverdickung eingeschaltet.

Ferner konnte ich die Membranfortsätze nur bei *Lohmannella*

catenata nachweisen, bei der andern Form fehlen sie immer. Nach diesem Merkmal glaube ich schon die frühesten mir bekannten Jugendstadien bestimmen zu können; von den auf Taf. X und XI abgebil-



Textfig. 5 *a—e*.
Schema des Habitus und der Entwicklung von *Lohmannella catenata*.



Textfig. 6 *a—d*.
Schema des Habitus und der Entwicklung von *Lohmannella paradoxa*.

deten rechne ich Fig. 13, 15, 16, 17 zu *Lohmannella catenata*, Fig. 14 zu *Lohmannella paradoxa*.

Auch in der Entwicklung zeigen sich bemerkenswerte Verschiedenheiten, die ich in Textfig. 5 und 6 zum Ausdruck zu bringen gesucht habe. Während *Lohmannella catenata* in einen langen, durch

viele Ringfurchen eingeschnürten Hohlkegel auswächst, sich dann in eine größere Anzahl von Segmenten teilt, die alle zu gleicher Zeit oder sehr rasch nacheinander zu fertigen Blastoformien ausreifen und zu mehreren abgestoßen werden, unterbleibt bei *Lohmannella paradoxa* die Bildung längerer Ketten. Hier wird das erste Segment, das sich bildet, meist schon abgeschnürt und in ein Blastoform verwandelt, während sich ein oder höchstens zwei weitere Segmente anlegen. Das fertige Blastoform wird dann schon sehr bald allein abgestoßen, so daß Reihen fertiger hintereinanderliegender Blastoformien, wie eine in Taf. XI, Fig. 21 für *Lohmannella catenata* abgebildet ist, hier nicht vorkommen.

So kann man auch hieran die beiden Arten schon verhältnismäßig früh unterscheiden: auf einem Stadium mit drei bis vier Segmenten sind diese bei *Lohmannella catenata* gewöhnlich erst durch Ringfurchen angedeutet, ohne daß die Hohlräume schon separiert wären (Textfig. 5, 6, Taf. XI, Fig. 18). Bei *Lohmannella paradoxa* dagegen ist auf diesem Stadium meist schon ein fertiges Blastoform vorhanden, und das hierauf folgende Segment fast schon ebenso weit gediehen (Textfig. 6*c*).

Über die Verbreitung der Gattung *Lohmannella* kann ich folgendes angeben: Verhältnismäßig häufig fanden sich infizierte Fritillarien bei Villafranca im Februar und März 1903, und zwar von 500 m aufwärts, jedoch häufiger an der Oberfläche. Ferner fand ich im Plankton aus Messina vom März 1899 unter außerordentlich vielen Fritillarien eine einzige mit *Lohmannella catenata* infizierte *Fritillaria haplostoma.*

Lohmann gibt als Fundorte an:

den Nordäquatorialstrom,
den Guineastrom,
die Sargassosee,
Neapel.

Als Wirte nennt er wie ich: *Fritillaria pellucida* Busch und *haplostoma* Fol; ferner *Fritillaria formica* Fol und *Fritillaria Sargassi* Lohmann.

Ich komme nun auf die Stellung der Gattung *Lohmannella* im System der Tiere. Wenn ich das Recht haben soll, dieses Wesen als ein Mesozoon zu bezeichnen, wie ich dies in meiner vorläufigen Mitteilung getan habe, so muß es sich in einem wesentlichen Merkmal

von allen wirklichen Metazoen unterscheiden. In der Literatur über die Mesozoen fällt es nun aber auf, daß ein derartiger, durchgreifender Unterschied zwischen Meso- und Metazoen nirgends angegeben wird.

Van Beneden (Recherches sur les Dicyémides. Bull. d. l'Acad. royale des sciences de Belg. 2me série T. 41 u. 42. 1876), der zuerst die Gruppe der Mesozoen für die Dicyemiden geschaffen hat, gibt als Hauptmerkmale an:

»Les Dicyémides n'ont aucune trace de feuillet moyen« (a. a. O. S. 77) und: »Ils ne possèdent aucun organe différencié ni aucune cavité interne« (S. 78).

Betreffs des Mangels eines Mesoderms verweise ich auf E. Haeckel, Nachträge zur Gastraea-Theorie (Jenaische Zeitschr. f. Naturw. Bd. XI. N. F. Bd. IV) S. 75: ». . . . Zweitens aber halte ich es nicht für möglich, die Ausbildung eines selbständigen Mesoderms in der vorgeschlagenen Weise als oberstes Klassifikations-Prinzip zu verwerten. Denn innerhalb der Zoophyten-Gruppe, ja sogar innerhalb der einen Hydromedusenklasse finden wir nebeneinander nächstverwandte Organismen, von denen die einen ein vollkommen selbständiges Mesoderm besitzen, die andern nicht. Vor allen sind hier die Hydroidpolypen zu nennen, welche größtenteils (wenn nicht sämtlich) zweiblättrig sind und kein wahres Mesoderm besitzen.«

Daß die weiteren Merkmale nicht genügen konnten, erhellt schon daraus, daß man später allgemein, soweit man überhaupt an die Existenz der *Salinella salve* Frenzel glaubte, dieses Tier als ein typisches Mesozoon betrachtet hat, obwohl es über einen darmähnlichen Hohlraum verfügen sollte.

Ähnlich ist auch die Definition, die Roule in seiner Anatomie comparée gibt.

Delage in seinem »Traité de zoologie concrète« legt gleichfalls ein Hauptgewicht auf das Fehlen des Mesoderms. Auch betont er, ebenso wie Metschnikoff, die Notwendigkeit einer intracellularen Verdauung. Jedoch hindert ihn dies nicht, auch die *Salinella* als Mesozoon gelten zu lassen, ebenso *Pemmatodiscus* und die Physemarien, die sämtlich einen — wohl verdauenden — Hohlraum besitzen. Man hat also offenbar die Gruppe der Mesozoen bisher einfach als eine Art systematischer Rumpelkammer benutzt, zur Aufbewahrung derjenigen Tiere, die man weder den Protozoen noch einem der sechs Metazoentypen einreihen konnte.

Will man nun weder dieses Verfahren fortsetzen noch mit

Caullery und Mesnil (»Recherches sur les Orthonectides«, Arch. d'anat. microsc. t. IV, fasc. IV. 1901) die Gruppe der Mesozoen überhaupt aufheben[1], so muß man notwendig ein Merkmal angeben können, das alle Metazoen gleichmäßig besitzen, während es ebenso allen Mesozoen fehlt.

Als ein solches Kriterium betrachte ich die Zurückführbarkeit aller Metazoen auf ein Gastrulastadium, das im Laufe ihrer Ontogenie einmal auftreten muß. (Siehe Haeckel, Systematische Phylogenie, Bd. II, p. 1: »Der Inhalt des Metazoen-Begriffes wird demnach ganz scharf und klar durch die ontogenetische Bildung der Gastrula [phylogenetisch Gastraea] bestimmt.)

Van Beneden behauptet zwar, daß im Laufe der Dicyemiden-Entwicklung ein Gastrulastadium auftritt, aber, wie schon Metschnikoff (22) bemerkt hat, mit Unrecht. Denn wenn wir die physiologische Bedeutung des Entoderms bedenken, so entspricht das, was bei dieser »epibolischen Gastrula« das Entoderm darstellen soll, gar nicht einem wirklichen Entoderm, da es nicht zum Verdauen, sondern als keimbereitendes Organ dient, und somit, wie Caullery und Mesnil (a. a. O.) meinen, eher mit dem Mesoderm zu analogisieren wäre.

Ähnlich verhält es sich mit unsrer *Lohmannella*. Die zweischichtige Jugendform, wie sie in Fig. 13 und 14 abgebildet ist, besitzt

---

[1] Dies dürfte wohl nicht zu empfehlen sein. Denn um die verschiedenen, als Mesozoen zusammengefaßten vielzelligen Tiere unter die Metazoen einreihen zu können, müßte man eben den Begriff der Metazoen entsprechend erweitern und hier die entsprechenden Klassen, Ordnungen usw. einschalten. Ich mache also diesen Versuch der Klassifikation der Mesozoen hauptsächlich im Interesse der Übersichtlichkeit des Metazoensystems. Ich verhehle mir natürlich nicht, daß das im folgenden aufgestellte System ebenso wie die bisherigen nur vorläufige Geltung haben könnte, bis uns eine genauere Kenntnis von der Fortpflanzung und Entwicklung der in Rede stehenden Organismen besser in Stand setzt, ihre natürlichen Verwandtschaftsbeziehungen zu ergründen. Auch mahnt ja der Umstand, daß es sich meist um parasitische, und eben durch den Parasitismus wohl mehr oder weniger beeinflußte Organismen handelt, um so mehr zur Vorsicht.

Um Mißverständnisse zu vermeiden, bemerke ich noch, daß ich durch die Einreihung unter die »Mesozoen« nicht etwa der Meinung Ausdruck geben will, als seien diese Tiere wirklich oder wahrscheinlich phylogenetische Zwischenglieder zwischen Proto- und Metazoen, und somit die Ahnen der letzteren; sondern einfach, daß diese Organismen sich durch gemeinsame Merkmale hinreichend von den Protozoen sowohl als auch von den Metazoen unterscheiden, um eine Sonderstellung im System beanspruchen zu können.

allerdings eine große äußerliche Ähnlichkeit mit einer Invaginationsgastrula. Aber auch hier liefert der Zellkomplex, der dem innern Blatt entsprechen würde, nichts einem wirklichen Entoderm Vergleichbares, da fast das gesamte Material zur Bildung von Blastoformien, also von (vermutlich ungeschlechtlichen) Fortpflanzungskörpern aufgebraucht wird, während gerade das dem Ektoderm entsprechende Material die Funktion des Verdauens übernimmt.

Auch glaube ich, daß dieses Gebilde keineswegs durch Einstülpung, sondern im Gegenteil durch Umwachsung entsteht. Ich schließe dies aus dem auf Taf. X, Fig. 12 abgebildeten Stadium, offenbar dem allerjüngsten, das ich überhaupt besitze. Es ist wesentlich kleiner als die in Fig. 13 und 14 abgebildeten Individuen, wie die oben angegebenen Maße beweisen; auch besitzt es noch so wenig Kerne, daß man sie zählen kann. Die innere Schicht besitzt elf bis zwölf, die äußere nur sechs Kerne. Ich kann daher kaum annehmen, daß hier die sämtlichen Kerne am Hinterende der Außenschicht schon von der wachsenden Innenschicht zur Seite gedrängt worden sei, wie etwa in Fig. 15. Ich glaube im Gegenteil dieses Stadium so interpretieren zu müssen, daß das herausgequollene Material hier erst im Begriffe steht, die Innenschicht von den Seiten her nach hinten zu umwachsen. Doch dies erwähne ich nur nebenbei; denn das vorhin angeführte Argument scheint mir vollkommen zu beweisen, daß wir hier keine wirkliche Gastrula vor uns haben und somit berechtigt sind, die Gattung *Lohmannella* unter die Mesozoen zu rechnen.

Wenn wir nun unter den gewöhnlich als Mesozoen bezeichneten Organismen Umschau halten, so treffen wir zunächst auf einige, die, wenn unsre Definition Gültigkeit haben soll, unter die Metazoen zu verweisen sind. So vor allen der von Monticelli in *Rhizostoma pulmo* gefundene *Pemmatodiscus socialis*. Nach der Beschreibung und den Abbildungen von Monticelli handelt es sich hier um eine typische Gastrula. Sollte es ein selbständiges Wesen ohne weitere Entwicklung sein, so wäre es als eine Gasträade an die unterste Stufe der Metazoengruppe zu stellen. Wie mir aber Herr Professor Dr. Maas freundlichst mitteilt, dürfte es sich hier wohl einfach um Gastrulastadien von Medusen, vielleicht von *Rhizostoma* selbst, handeln.

Ebenso wären die Physemarien als primitive Spongien zu betrachten, wie dies ja auch Haeckel von jeher getan hat. (E. Haeckel,

Die Physemarien. Jenaische Zeitschr. f. Naturw. Bd. XI. N. F. Bd. IV. 1877.)

Siedleckia nematoides Caullery et Mesnil wird von diesen beiden Autoren, wohl mit Recht, als *Sporozoon* reklamiert. *Salinella salve* Frenzel erscheint mir zu zweifelhaft, um überhaupt im System Platz finden zu können.

Es blieben somit an echten Mesozoen zunächst die von HATSCHEK (Lehrb. d. Zool. Bd. I) als *Planuloidea* zusammengefaßten Klassen der Dicyemiden und Orthonectiden, die sich durch den Besitz eines Ektoderms mit einer darin eingeschlossenen keimbildenden Masse, sowie durch die Art ihrer Fortpflanzung und Entwicklung von den übrigen Mesozoen genugsam unterscheiden, um sich solchergestalt von ihnen als selbständiger Unterstamm abtrennen zu lassen[1]. Alle *Planuloidea* sind Entoparasiten mariner Organismen.

Als weiteren, den *Planuloidea* gleichwertigen Unterstamm betrachte ich die Gruppe der *Mesenchymia* (DELAGE), umfassend

I. *Trichoplax adhaerens* F. E. Schulze
und II. *Treptoplax reptans* Monticelli.

Diese Gruppe ist charakterisiert durch den Besitz einer dorsalen und einer ventralen Epithelschicht mit einer dazwischen eingeschalteten mesenchymartigen Gewebsschicht und durch die amöbenartige Fortbewegung. Nur ungeschlechtliche Fortpflanzung durch Teilung ist bekannt. Beide Vertreter dieser Gruppe leben frei im Meerwasser.

Es bleibt uns nun noch außer unsrer *Lohmannella* ein Organismus übrig, der von den bisherigen Bearbeitern merkwürdigerweise als ein Suctorium betrachtet wurde, nach meiner Überzeugung aber ein typisches Mesozoon darstellt. Ich meine die Gattung *Amoebophrya* Köppen. Dieses in marinen Protozoen schmarotzende Wesen stellt im erwachsenen (resp. dem ältesten bisher bekannten) Stadium einen einschichtigen, vorn geschlossenen, oft hinten offenen, mit Cilien besetzten Schlauch dar. Im Wirtstier liegt der Parasit in Gestalt eines Gastrula-ähnlichen Wesens, nämlich das spätere Vorderende handschuhfingerartig in das Hinterende hineingestülpt. Beim Ausschlüpfen durchbohrt das Vorderende das ihm gegenüberliegende Hinterende,

---

[1] Während der Drucklegung ging mir die vorläufige Mitteilung HARTMANNS über den Zeugungskreis der Dicyemiden (Biol. Centralbl. Bd. XXIII. »Die Fortpflanzungsweisen usw.«) zu, die diese Entwicklungsweise genauer darstellt und zugleich meine Auffassung der Dicyemiden als mit den Metazoen nicht vergleichbarer Formen bestätigt.

und der ganze Körper folgt durch diese Öffnung nach, so daß die ursprüngliche Innenseite nun zur Außenseite wird. Köppen und nach ihm Borgert haben dies Tier, wie gesagt, als ein Suctorium betrachtet, und zwar ersterer auf Grund von Befunden, die Borgert als irrtümlich nachweist, Borgert selbst aber auf Grund von (wie mir scheint, nur sehr äußerlichen) Ähnlichkeiten des ausgeschlüpften Tieres mit einigen Suctorienschwärmern. Das Tier besteht auf diesem Stadium aus einer Lage einschichtigen Epithels, in einer Spiralfurche (Korotneff spricht statt dessen von einer Reihe von Ringfurchen) stehen die Cilien.

Herr Dr. Doflein hatte die Güte, mir einige Präparate von *Noctiluca miliaris* zu überlassen, in denen ebenfalls Amöbophryen enthalten sind; und diese Präparate bestärken mich in der Meinung, die ich schon nach dem Studium der Borgertschen Arbeit hatte, daß die *Amoebophrya* ein typisches Mesozoon darstellt.

Die ausschwärmende *Amoebophrya* stellt offenbar einen Fortpflanzungskörper dar, der in seiner Einschichtigkeit eine gewisse Analogie mit den Blastoformien der *Lohmannella* zeigt. Noch größer wäre die Ähnlichkeit, wenn sich Borgerts wiederholte Beobachtung, »daß vor oder bei seinem Austritt aus dem Wirte der Parasit bisweilen in eine Anzahl selbständiger Teilstücke zerfällt,« sich als die Regel herausstellen würde, so dass dieses Zerfallen für gewöhnlich eben einige Zeit nach dem Ausschlüpfen eintreten würde. Eine weitere beachtenswerte Ähnlichkeit zwischen beiden Gattungen liegt darin, daß die jugendlichen Tiere als gastrulaförmige zweischichtige Wesen im Innern des Wirtes liegen, so daß beim Ausschlüpfen, resp. beim Ausstoßen der Blastoformien, die Innenschicht die äußere durchbrechen muß.

Auf Grund dieser Analogien bin ich geneigt, diese Gruppe mariner Entoparasiten, die Gattungen *Amoebophrya* und *Lohmannella*, unter dem Namen *Blastuloidea* den *Planuloidea* und *Mesenchymia* gegenüberzustellen.

München, im September 1903.

Literaturverzeichnis.

1. Apáthy, Kritische Bemerkungen über das Frenzelsche Mesozoon Salinella. Biol. Centralbl. Bd. XII. 1892.
2. E. van Beneden, Recherches sur les Dicyémides. Bull. de l'Acad. roy. des sciences de Belg. 2me série. T. XLI et XLII. 1876.
3. Derselbe, Contribution à l'histoire des Dicyémides. Arch. de Biol. T. III. 1882.
4. A. Borgert, Beiträge zur Kenntnis des in Sticholonche zanclea und Acanthometridenarten vorkommenden Parasiten. Diese Zeitschr. Bd. LXIII. 1897.
5. Caullery et Mesnil, Recherches sur les Orthonectides. Arch. d'Anat. microsc. T. IV. Fasc. 4. 1901.
6. Y. Delage et Hérouard, Traité de Zoologie concrète. 1899.
7. J. Frenzel, Das Mesozoon Salinella. Biol. Centralbl. Bd. XI. 1891.
8. Derselbe, Untersuchungen über die mikroskopische Fauna Argentiniens. Salinella salve n. g. n. sp. Archiv f. Naturgesch. Jahrg. 88. Bd. I. 1892.
9. H. Fol, Études sur les Appendiculaires du détroit de Messine. Mém. de Phys. Hist. nat. Genève. Bd. XXI. Genève et Bâle 1872.
10. C. Gegenbaur, Bemerkungen über Pilidium usw. Diese Zeitschr. Bd. V. 1854.
11. Derselbe, Organisation der Appendicularien. Ebenda. Bd. VI. 1855.
12. E. Haeckel, Studien zur Gastraeatheorie. Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss. Bd. VIII. N. F. Bd. I. 1874.
13. Derselbe, Nachträge zur Gastraeatheorie. Ebenda. Bd. XI. N. F. Bd. IV. 1877.
14. Derselbe, Die Physemarien. Ebenda. Bd. XI. N. F. Bd. IV. 1877.
15. Derselbe, Systematische Phylogenie. Bd. II. Berlin 1896.
16. Hatschek, Lehrbuch der Zoologie. Jena 1888.
17. R. Hertwig, Über das Wechselverhältnis von Kern und Protoplasma. München 1903.
18. Ch. Julin, Contribution à l'histoire des Mésozoaires. Recherches sur l'organisation et le développement embryonnaire des Orthonectides. Arch. de Biologie. Vol. III. 1882.
19. N. Köppen, Amoebophrya sticholonchae n. g. n. sp. Zool. Anz. Bd. XVII. 1894.
20. A. Korotneff, Zoologische Paradoxen. Diese Zeitschr. Bd. LX. 1891.
21. H. Lohmann, Die Appendicularien der Planktonexpedition. Ergebnisse d. Planktonexp. d. Humboldtstift. Bd. II. 1896.
22. E. Metschnikoff, Untersuchungen über Orthonectiden. Diese Zeitschr. Bd. XXXV. 1881.
23. Derselbe, Embryologische Studien an Medusen. Wien 1886.
24. Monticelli, Adelotacta zoologica. Mitth. a. d. Zool. Stat. Neapel. Bd. XII. 1896.
25. E. Neresheimer, Lohmannia catenata n. g. n. sp. Biol. Zentralbl. Bd. XXIII. 1903.

26. L. Roule, Anatomie comparée des animaux basée sur l'embryologie. T. I. Paris 1898.
27. F. E. Schulze, Trichoplax adhaerens n. g. n. sp. Zool. Anz. Bd. VI. 1883.
28. Derselbe, Über Trichoplax adhaerens. Abh. d. k. preuß. Akad. d. Wissensch. zu Berlin. 1891.
29. O. Seeliger, Tunicata. Bronns Klassen u. Ordn. Bd. III. Suppl. Leipzig 1895.
30. C. Vogt, Recherches sur les animaux inférieurs de la méditerranée. Second mémoire: Sur les tuniciers nageants de la mer de Nice. Mém. de l'inst. national Genevois. Tome I. 1854.
31. C. Vogt u. E. Yung, Vergleichende Anatomie. Bd. I. Braunschweig 1888.

Erklärung der Abbildungen.

Sämtliche Figuren sind teils mit einem Leitzschen Zeichenokular, teils mit einem Abbeschen Zeichenapparat von Zeiss gezeichnet. Alle angegebenen Objektive und Okulare sind von Leitz.

Buchstabenerklärung:

c, Herz
d, Lumen des Darmknäuels
dw, Wand des Darmknäuels
dk, Kerne der Darmwand
gl, Drüse
oes, Ösophagus
sch, Schwänzchen
sp, Spiraculum
ov, Ovar
z, Zerfallsprodukte der Gonaden
} *der Fritillaria;*

bl, Blastoform
hm, Hüllmembran
kk, Körperkern;
mf, Membranfortsätze
mv, Membranverdickung
ps, Pseudopodium
psk, Pseudopodienkern
v, Vakuole, peripher vom Kopfstück
x, Nahrungsballen? in der äußern Schicht
} *der Lohmannella.*

Tafel X.

Fig. 1. *Lohmannella catenata*, ein Tier, das vermutlich zum zweiten Male proliferiert. Die Segmente sind nicht so rund wie gewöhnlich. Im Kopfstück zwei Hohlräume. Hüllmembran nicht zu sehen. (Der Übersichtlichkeit halber ist der Körper des Parasiten dunkler gehalten.) Vergr. Obj. 3, Ok. 1. Nach dem Leben.

Fig. 2. *Lohmannella paradoxa*. Oberflächliche Einstellung; Zellgrenzen erkennbar. Vergr. Obj. 5, Ok. 4. Nach dem Leben.

Fig. 3. *Lohmannella catenata*. Längstes Exemplar mit neun Segmenten. Vergr. Obj. 5, Ok. 1. Nach dem Leben.

Fig. 4. *Lohmannella catenata*. Lange Kette, optischer Längsschnitt. Vergr. Obj. 5, Ok. 1. Hämatoxylin.

Fig. 5. *Lohmannella catenata*. Ein Kopfstück, das zum zweiten Male zu proliferieren beginnt. Oberflächliche Einstellung; Körperkerne daher nicht sichtbar. Vergr. Obj. 5, Ok. 4. Boraxkarmin.

Fig. 6. *Lohmannella paradoxa*. Ein Kopfstück, das zum zweiten Male zu

proliferieren beginnt. Optischer Längsschnitt. Vakuolisierte Pseudopodien. Membranverdickung. Vergr. Obj. 7, Ok. 1. Pikrokarmin.

Fig. 7. *Lohmannella catenata.* Querschnitt durch die Region der Körperkerne. Vergr. Obj. 7, Ok. 1. Hämatoxylin.

Fig. 8. Dasselbe Exemplar. Querschnitt durch die Region der Pseudopodienkerne. Vergr. Obj. 7, Ok. 1. Hämatoxylin.

Fig. 9. *Lohmannella catenata.* Medianer Längsschnitt. Vergr. Obj. 5, Ok. 1. Hämatoxylin.

Fig. 10. *Lohmannella catenata.* Ein Pseudopodium, eine Drüse des Wirtes umspinnend. Vergr. Apochr. Immers. 2 mm, Komp.-Ok. 4. Boraxkarmin.

Fig. 11. *Lohmannella catenata.* Körperkerne. Vergr. Apochr. Immers. 2 mm, Komp.-Ok. 8. Boraxkarmin.

Fig. 12. Dasselbe Exemplar. Pseudopodienkerne. Vergr. Apochr. Immers. 2 mm, Komp.-Ok. 8. Boraxkarmin.

Fig. 13. *Lohmannella catenata.* Jüngstes, zweischichtiges Exemplar. Vergr. Aprochr. Immers. 2 mm, Komp.-Ok. 4. Pikrokarmin.

Fig. 14. *Lohmannella paradoxa.* Junges, zweischichtiges Exemplar. Vergr. Obj. 7, Ok. 1. Pikrokarmin.

Tafel XI.

Fig. 15. *Lohmannella catenata.* Zweischichtiges Stadium. Vergr. Homog. Immers. 1/12, Ok. 1. Pikrokarmin.

Fig. 16. *Lohmannella catenata.* Darauffolgendes Stadium. Vergr. Obj. 7, Ok. 1. Pikrokarmin.

Fig. 17. *Lohmannella catenata.* Ein dem vorigen entsprechendes Stadium. Vergr. Obj. 3, Ok. 1. Nach dem Leben.

Fig. 18. *Lohmannella catenata.* Darauffolgendes Stadium. Vergr. Obj. 7, Ok. 1. Auf die Hälfte verkleinert. Pikrokarmin.

Fig. 19. *Lohmannella catenata.* Weiteres Stadium. Vergr. Obj. 5, Ok. 1. Pikrokarmin.

Fig. 20. *Lohmannella catenata.* Weiteres Stadium; Lockerung des Segmentverbandes. Vergr. Obj. 5, Ok. 2. Boraxkarmin.

Fig. 21. *Lohmannella catenata.* Exemplar mit drei reifen Blastoformien. Vergr. Obj. 1, Ok. 4. Nach dem Leben.

Fig. 22. *Lohmannella paradoxa.* Reifes Blastoform, optischer Schnitt. Vergr. Obj. 7, Ok. 1. Hämatoxylin.

Fig. 23. *Fritillaria pellucida.* Zerfall der Gonaden. Vergr. Obj. 3, Ok. 1. Nach dem Leben.

Fig. 24. *Lohmannella catenata.* Scheinbare Aufnahme geformter Nahrung. Verg. Obj. 5, Ok. 1. Pikrokarmin.

Fig. 25. *Lohmannella* spec. Krankhaft verändertes Exemplar. Vergr. Obj. 1, Ok. 1. Pikrokarmin.

Studien zur Entodermfrage bei den Lepidopteren.

Von

F. Schwangart.

Mit Taf. XII und XIII und 4 Figuren im Text.

(Aus dem zoologischen Institut der Universität München.)

Einleitung.

Über die Entstehung des Darmepithels bei den pterygoten Insekten bestanden bis vor wenigen Jahren zwei Anschauungen, welche von einer beträchtlichen Anzahl Beobachter erörtert worden sind, ohne daß eine von beiden allgemein zur Annahme gelangt wäre. Es ist im Gegenteil in neuerer Zeit eine dritte hinzugekommen, die sich jetzt mit mehr Entschiedenheit als die früheren Geltung zu verschaffen sucht.

Einig ist man nur über folgende Punkte: Das Mitteldarmepithel entwickelt sich von zwei lateralen, in der Längsrichtung des Keimstreifs verlaufenden Zellstreifen aus, welche das blinde innere Ende des Stomodäums mit dem des Proktodäums verbinden. Diese beiden Zellstreifen gewinnen im weiteren Verlaufe der Entwicklung erst ventral, dann dorsal Zusammenhang, indem sie die im Innern des Embryo befindliche Dottermasse umwachsen. In dem aus dieser Umwachsung hervorgegangenen Zellenrohr hat man die innere Schicht des Mitteldarms, das Darmepithel, vor sich.

Den ersten Anlaß zu den obenerwähnten Meinungsverschiedenheiten über den Ursprung des Mitteldarmepithels gaben die Beziehungen der Darmdrüsenblattstreifen zum »unteren Blatte« und zum Dotter. Das untere Blatt entsteht durch einen Einstülpungs- oder Einwucherungsprozeß von einem langgestreckten Urmund aus, dessen Form der länglichen Gestalt des Embryo entspricht. Es dringt auf der ganzen Strecke, auf der später die Mitteldarmstreifen angelegt werden, von seiner Ursprungsstelle aus nach beiden Seiten vor, indem

es sich zwischen das Ektoderm und die unter dem Keimstreif gelegenen Dotterzellen hineinschiebt. »Die Gastrulaeinstülpung ist somit nicht, wie wir sie zu beobachten gewohnt sind, ein mit Ausnahme des Urmundes völlig geschlossener Sack, sondern besitzt eine am Grunde der Einstülpung gelegene Öffnung« (O. und R. Hertwig). Diese Öffnung wird durch die Dotterzellen geschlossen. Sie bildet eine Verbindung zwischen der Gastrulahöhle und der primären Furchungshöhle, welche von den Dotterzellen erfüllt ist.

In den seitlichen Teilen des eingestülpten Materials entwickeln sich die Cölome[1]; aus ihnen gehen die paarigen Anlagen des Darmfaserblattes hervor, zwei schmale Streifen von Zylinderzellen, welche durch die Öffnung am Grunde des Gastrulasackes voneinander getrennt werden. An den dem Dotter zugewandten Rändern der Darmfaserblattanlagen treten die oben erwähnten Zellstreifen auf, von denen aus die Anlage des Mitteldarmepithels beginnt.

Auf die Umwandlung der Dotterzellen in Zellen des Mitteldarmepithels stützt sich die eine von den beiden älteren Anschauungen über die Mitteldarmbildung der Pterygoten (Dohrn, Balfour, die Brüder Hertwig, Will, Bobretzky und Tichomiroff für Lepidopteren, Heymons für Odonaten u. a.). Danach werden die Dotterzellen, während der Embryo den Dotter umwächst, in sein Inneres aufgenommen. Dort wird der Dotter aufgelöst, die Zellen werden frei und schließen sich zur Bildung der Anlagen des Mitteldarmepithels zusammen. Aus dem unteren Blatte lassen die Anhänger dieser Anschauung nur das Mesoderm hervorgehen.

Zugunsten der Ansicht, daß die Bildung des Mitteldarmepithels von den Dotterzellen ausginge, lassen sich analoge Fälle aus den andern Arthropodenklassen anführen. In neuerer Zeit hat außerdem Heymons diese Art der Darmbildung bei Apterygoten (*Campodea* und *Lepisma*) beobachten können.

Die Anhänger dieser Anschauung betrachten die Dotterzellen als gleichwertig dem »sekundären Entoderm« einer typischen Gastrula, etwa der der Chätognathen. Es geschah das zuerst im Hinblick auf die Lagebeziehungen der Dotterzellen und der ersten Zellen des Darmepithels, welche an den Rändern der Anlagen des Darmfaserblattes sichtbar werden, zu dem unteren Blatte. — Ich habe oben darauf hingewiesen, daß die Gastrulaeinstülpung an ihrem Grunde nicht

[1] Wo sie überhaupt zur Ausbildung gelangen. Im Verlauf der folgenden Untersuchungen werden sich für das Vorderende des Embryo von *Endromis* modifizierte Verhältnisse ergeben.

geschlossen ist, und daß die Öffnung, welche sich hier zwischen den Anlagen des Darmfaserblattes befindet, anfangs von Dotterzellen ausgefüllt wird. Die Brüder HERTWIG knüpften an diese Beobachtung folgende Erörterungen: »Diese Wahrnehmung ist für die Beurteilung der Insektengastrula von großer Bedeutung, da sie lehrt, daß die dotterarmen kleinen Zellen, welche in ihrem Aussehen mit den Elementen des Blastoderms übereinstimmen, nicht für sich allein die Gastrulaeinstülpung bilden, sondern in dieser Funktion durch die Dotterzellen ergänzt werden. Beiderlei Zellen gehören somit zusammen und repräsentieren den primären eingestülpten Entoblast.« Und ferner: »Da die ersten Zellen des Darmdrüsenblattes an den Enden des Darmfaserblattes auftreten, so hat die Annahme große Wahrscheinlichkeit für sich, daß das Darmdrüsenblatt ursprünglich eine direkte Fortsetzung dieser Zellenschicht war. Eine solche Annahme würde mit der Beobachtung übereinstimmen, daß die das Darmdrüsenblatt repräsentierenden Dotterzellen in den ersten Stadien der Gastrulaeinstülpung den zum Mesoblast werdenden Teil der Einstülpung ergänzen. — Das aber ist im wesentlichen die Anordnung der Keimblätter, wie wir sie bei den Chätognathen kennen gelernt haben.« Die Besonderheit der Insektengastrula, daß hier die »Entodermzellen« lange Zeit die ganze Furchungshöhle anfüllen, anstatt im eingestülpten Zellmaterial von Anfang an den Platz einzunehmen, der ihnen in typischen Fällen zukommt, führen die Brüder HERTWIG auf die starke Anhäufung von Dottermaterial in den Entodermzellen zurück.

Der Auffassung, daß die Dotterzellen dem Darmdrüsenblatt der Chätognathen vergleichbar seien, erwuchsen Schwierigkeiten aus der eigentümlichen Entstehungsweise dieser Zellen. In allen Fällen nämlich, welche bis zum Erscheinen der »Entwicklungsgeschichte der Aphiden« von WILL bekannt waren, trennen sich die Dotterzellen von den übrigen Zellen der Keimanlage in einer Weise, welche mit einer typischen Gastrulation nicht die mindeste Ähnlichkeit hat: Ihre Kerne bleiben entweder auf dem Stadium der Blastodermbildung, wenn die Mehrzahl der Furchungskerne an die Oberfläche des Eies steigt, im Dotter zurück (z. B. Lepidopteren nach BOBRETZKY) oder sie wandern nach erfolgter Blastodermbildung von verschiedenen Stellen des Blastoderms aus in den Dotter ein (»diffuse Entodermbildung« nach KOROTNEFF, z. B. *Gryllotalpa*, Phryganiden). Der oben beschriebene Gastrulationsprozeß, welcher das Mesoderm liefert, findet in diesen Fällen in einer weit späteren Entwicklungsperiode statt als die Differenzierung der Dotterzellen und steht in keinerlei

Beziehung zu ihr. — Die Untersuchungen WILLS ergaben, daß bei den Aphiden mehr ursprüngliche Verhältnisse vorliegen. Bei diesem Objekt unterbleibt an einer bestimmten Stelle die Bildung des Blastoderms. Diese Stelle wird zum Blastoporus. »Am Rande des Blastoporus vermehren sich die Blastodermzellen besonders lebhaft; ein Teil derselben löst sich los und wandert in Form amöboider Zellen« (welche vorläufig als Dotterzellen funktionieren) »in das Innere des Eies, um das Entoderm zu bilden.« An der gleichen Stelle beginnt, im Anschluß an die Loslösung der »Entodermzellen«, die Bildung der Mesodermfurche. »Die Ränder des Blastoporus geben damit sowohl dem Entoderm als dem Mesoderm ihre Entstehung.«

Die Untersuchungen WILLS führten demnach zu dem Ergebnis, daß die Differenzierung der Dotterzellen aus dem Blastoderm bei den Aphiden mit der Entstehung des sekundären Entoderms in typischen Fällen große Ähnlichkeit hat, im Gegensatz zur Bildung der Dotterzellen bei andern Insekten. WILL schloß daraus, meiner Ansicht nach mit Recht, daß die Bildungsweise der Dotterzellen bei andern Insekten ein abgeleitetes Verhalten darstelle und erklärte die Dotterzellen sowohl der Aphiden als der übrigen Insekten für gleichwertig dem sekundären Entoderm einer typischen Gastrula. Damit stimmten die Resultate überein, welche WILL bei den Aphiden und eine beträchtliche Anzahl von Autoren bei andern Pterygoten, über das weitere Schicksal der Dotterzellen erhalten hatten: daß die Dotterzellen das Mitteldarmepithel bilden und daß sie dabei in der oben beschriebenen, für den sekundären Entoblast charakteristischen Weise die Gastrulaeinstülpung ergänzen sollten.

Die andre von den beiden älteren Anschauungen über den Ursprung des Mitteldarmepithels basiert auf Beobachtungen von KOWALEVSKY, GRASSI, BÜTSCHLI, HEIDER und andern und ist neuerdings durch ausführliche Untersuchungen von ESCHERICH gestützt und ausgebaut worden. Die Anhänger dieser Richtung lassen die Dotterzellen als abortiven Teil der Furchungszellen zugrunde gehen, nachdem sie ihrer embryonalen Funktion, der Verflüssigung des Nahrungsdotters genügt haben. HEIDER hält es für wahrscheinlich, daß man sie »als einen abortiven Teil des Entoderms betrachten dürfe«. — Die seitlichen Zellstreifen, von denen aus das Mitteldarmepithel entsteht, gehen nach der Ansicht der genannten Autoren aus dem unteren Blatte hervor und gelten für entodermal.

Unter den Anhängern dieser Auffassung herrschte anfangs die

Vorstellung, daß die Darmdrüsenblattstreifen, gleich den Anlagen des Darmfaserblattes, auf der ganzen Strecke zwischen Stomodäum und Proktodäum aus den seitlichen Teilen des unteren Blattes entständen. Diese Vorstellung ließ eine befriedigende Erklärung für die oben erwähnte Öffnung am Grunde des Gastrulasackes vermissen.

Fortgesetzte Untersuchungen von KOWALEVSKY und von GRASSI führten dann zu dem Ergebnis, daß die Darmdrüsenblattstreifen von zwei isolierten Zellgruppen des unteren Blattes ausgingen, von denen die eine am Vorder-, die andre am Hinterende des Embryo gelegen sein sollte. Auf der zwischen diesen beiden Zellgruppen gelegenen Gastrulationsstrecke sollte nur Mesoderm gebildet werden[1]. Die Darmdrüsenblattstreifen entstehen, nach Ansicht der genannten Forscher, auf folgende Weise: Die »Entodermkeime«, welche in den beiden terminalen Zellgruppen des unteren Blattes enthalten sind, werden bei der Anlage des Stomodäums und des Proktodäums mit dem blinden inneren Ende dieser Ektodermeinstülpungen in die Tiefe geschoben. Dann gabelt sich jede von den beiden Entodermanlagen in zwei seitliche Zellstreifen. Der rechte Zellstreifen am Stomodäum wächst dem rechten am Proktodäum, der linke am Stomodäum dem linken am Proktodäum entgegen, bis beide Paare sich treffen und verschmelzen. Damit sind die beiden Zellstreifen des Darmdrüsenblattes hergestellt, welche nunmehr Stomodäum und Proktodäum verbinden.

Um den Vorgang der Differenzierung der beiden Entodermkeime aus der gesamten Masse des unteren Blattes auf die typische Bildungsweise des Darmdrüsenblattes (*Sagitta*) zurückzuführen, hat KOWALEVSKY hervorgehoben, daß bei *Musca* an den betreffenden Stellen der mediane Teil des unteren Blattes das Material zur Bildung des Entoderms liefere, während die lateralen Partien in mesodermalen Organen aufgingen. Diese Auffassung wurde durch Befunde von BÜTSCHLI und von ESCHERICH gestützt. Die Untersuchungen dieser Forscher ergaben, daß am Vorder- und am Hinterende des Muscidenembryo die Gastrulaeinstülpung durch Faltenbildung in drei Divertikel zerfällt; davon soll das mittlere die Entodermanlage bilden, die seitlichen

[1] Da somit im unteren Blatte die Anlagen des Entoderms und des Mesoderms enthalten sein sollten, belegte es KOWALEVSKY mit dem Namen »Entomesoderm«. Nach ESCHERICH ist bei den Musciden »Ento- und Mesoderm von Anfang an deutlich differenziert; eine Entomesodermschicht kommt also nicht vor«. Bei *Chalicodoma* sollen nach CARRIÈRE Entoderm und Mesoderm sogar getrennt voneinander angelegt werden.

sollen Mesoderm liefern. Die auffallende Ähnlichkeit der geschilderten Verhältnisse mit der Bildung des Darmdrüsenblattes bei den Chätognathen hat die genannten Autoren zu dem Schlusse geführt, daß bei *Musca* ein besonders ursprünglicher Zustand erhalten sei. Für Insekten, bei denen sich die Trennung von Entoderm und Mesoderm ohne Divertikelbildung vollzieht, wird von ihnen eine weitergehende cänogenetische Abänderung angenommen (Orthopteren, Dermapteren, Lepidopteren). Besondere Beachtung haben Heider und Escherich einigen Fällen geschenkt, bei denen sich die Mitteldarmanlagen erst nach der Bildung von Stomodäum und Proktodäum vom Ektoderm dieser beiden Einstülpungen sondern sollen (Orthopteren, Dermapteren nach Heymons). Heider deutet diese Befunde, indem er annimmt, »daß bei den Orthopteren und Dermapteren die Vorderdarm- und Enddarmanlage auch eine latente Entodermgruppe in sich enthalten, die erst später zur Sonderung gelangt«. Die Ursache dieser verspäteten Trennung der Keimblätter soll das besonders frühzeitige Auftreten des Vorderdarmes und Enddarmes sein.

Den Ausfall des Entoderms auf der mittleren Gastrulationsstrecke und die eigentümliche Bildungsweise des Darmepithels von zwei getrennten Entodermanlagen aus hat man durch die sogenannte »Zerreißungshypothese« zu deuten gesucht: Durch die starke Längsstreckung, welche der Insektenembryo erleidet, bevor die Gastrulation stattfindet, sei der Zusammenhang des Entoderms in der Mitte verloren gegangen; er werde durch das Wachstum und die Begegnung der Darmepithelstreifen wieder hergestellt (Kowalevsky, Heider).

Will, der das Mitteldarmepithel von den Dotterzellen herleitet, stimmt in einem wesentlichen Punkte mit den Anhängern der eben geschilderten Anschauung überein. Nach seiner Ansicht schließen sich die Dotterzellen zuerst am vorderen und am hinteren Ende des Embryo, am Grunde des Stomodäums und des Proktodäums, zur Bildung des Darmepithels zusammen. Der mittlere Teil des Darmrohres bildet sich aber nicht durch Wachstum der terminalen Entodermanlagen, sondern durch den Zusammenschluß und die Umwandlung weiterer Dotterzellen.

Die Anhänger der neuesten Auffassung (Witlaczil, Rabito, Voeltzkow, Lécaillon, Heymons, Schwartze für Lepidopteren und Deegener) schließen sich insofern der zuerst besprochenen Ansicht an, als auch sie in den Dotterzellen das ursprüngliche Entoderm der Pterygoten erblicken, während der Gastrulationsprozeß lediglich Mesoderm liefern soll. Mit den Vertretern der zuletzt genannten

Anschauung stimmen sie dagegen darin überein, daß sie die Dotterzellen zugrunde gehen und das Mitteldarmepithel von zwei getrennten Anlagen aus, einer vorderen und einer hinteren, entstehen lassen. Sie lassen aber die beiden Zellgruppen am Grunde des Stomodäums und Proktodäums, von denen sie das Mitteldarmepithel herleiten, aus dem Ektoderm dieser Einstülpungen selbst hervorgehen, erklären also das Mitteldarmepithel der pterygoten Insekten für ektodermal, die pterygoten Insekten im postembryonalen Zustande für Tiere ohne Entoderm. Nur bei den Odonaten kämen, nach HEYMONS, Dotterzellen bei der Mitteldarmbildung mit zur Verwendung.

Material und Methoden.

Als Material zu meinen Untersuchungen verwandte ich Eier von *Endromis versicolora* L., einem Bombyciden, und von drei Zygänenarten, *Zygaena minos*, *trifolii* und *filipendulae.* Da ich die Entwicklung des Mitteldarmes an Endromis eingehend studiert habe, werde ich meine Befunde an Zygänen nur in Fällen heranziehen, wo diese Objekte den Vorzug größerer Deutlichkeit haben.

Endromis legt ihre Eier im April an Birken- und Erlenzweige. Die Entwicklung im Ei dauert 3 Wochen und darüber. Die Entwicklungsdauer der Zygäneneier beträgt etwa 8 Tage, wenn sie von Frühsommer-, und bis zu 14, wenn sie von Spätsommergelegen stammen.

Die Eier sämtlicher Arten konservierte ich am besten mit erhitzter PERENYIscher Mischung. Um das unerläßliche Abschälen vor dem Färben und Schneiden zu erleichtern, wurden die dickschaligen Eier von *Endromis* 4—5 Stunden in 5prozentige Lösung von Formol gebracht und vor dem Übertragen in die Färbeflüssigkeit sorgfältig mit destilliertem Wasser ausgewaschen. Zygäneneier wurden ohne weiteres abgeschält. Zum Färben eignet sich am besten für die Zygäneneier Pikrokarmin nach WEIGERT, für die von *Endromis* leichte Stückfärbung mit Pikrokarmin (etwa 24 Stunden) und Nachfärbung der Schnitte mit DELAFIELDschem Hämatoxylin, um die Kerne mehr hervorzuheben. Die Dicke der Schnitte beträgt, je nach Bedürfnis, 7, 10 oder 15 μ.

Untersuchungen.

Bevor ich die Entstehung der Mitteldarmanlagen zu schildern beginne, möchte ich einige Worte über den Dotter und sein Verhalten zum Keimstreif auf Stadien vor Beginn der Gastrulation vorausschicken. Die betreffenden Präparate stammen von *Zygaena.* Dasjenige,

nach welchem die Abbildung Fig. 1 hergestellt ist, ist mir von Herrn Professor R. Hertwig gütigst überlassen worden, der es bei Gelegenheit seiner Studien zur Cölomtheorie angefertigt hat. Es handelt sich um ein wenige Stunden altes Stadium. Man unterscheidet auf dem abgebildeten Schnitte eine innere blasser und eine äußere dunkler gefärbte Sphäre. Erstere ist von feinen Dotterplättchen erfüllt, zwischen welche große, stark gefärbte Kerne eingelagert sind. Der größere Teil von diesen ist in einem Kreise eingestellt, die übrigen liegen ungeordnet innerhalb der Peripherie dieses Kreises. Von den im Kreise angeordneten Kernen aus ziehen Plasmastränge gegen die Mitte des Schnittes hin; in der Regel fließen dabei benachbarte Stränge zusammen. Während die in der Mitte gelegenen Kerne wohl die ersten »Dotterkerne« vorstellen, waren die im Kreise eingestellten, meiner Ansicht nach, auf der Wanderung nach der Oberfläche des Eies hin begriffen, um dort das Blastoderm zu bilden; die Plasmastränge machen den Eindruck, daß die Masse des Protoplasmas den Kernen bei ihren Teilungen und auf ihrem Wege zur Oberfläche des Eies nicht habe folgen können und daß eine nachträgliche Verteilung des Plasmas auf die einzelnen Kerne stattfinde. Die dunkle breite Randzone enthält weder Dotterplättchen noch Kerne und erscheint rein plasmatisch. Ich deute sie als Keimhautblastem und möchte dabei erwähnen, daß ein solches weder von Bobretzky noch von Schwartze bei Lepidopteren vorgefunden worden ist.

Fig. 2 ist nach einem Schnitte durch einen etwa 60 Stunden alten Embryo von *Zygaena* (Spätsommergelege) hergestellt. Die Schnittrichtung ist der Sagittalebene durch den Embryo annähernd parallel. Man unterscheidet den Dotter in der mittleren Region und eine Randzone, welche zum größeren Teil von dem dünnen, aus einschichtigem Zylinderepithel gebildeten Keimstreif eingenommen wird; wo dieser fehlt, reicht der Dotter bis an einen feinen, hellgefärbten Streifen an der Peripherie des Eies, die aus Plattenepithel gebildete Serosa; von den beiden Enden des Keimstreifs erheben sich die Amnionfalten. Der übrige Teil des Amnions liegt der Serosa noch so dicht an, daß er bei der Vergrößerung von Fig. 2 nicht deutlich von ihr zu unterscheiden ist. Der Dotter hat sich im Vergleiche mit dem der Fig. 1 wesentlich verändert. Er besteht aus deutlich begrenzten Schollen[1] von sehr ungleicher Größe, von denen die meisten

[1] Die leeren Räume, welche hier an den meisten Stellen zwischen den Dotterzellen bemerkbar sind, entstehen, besondere später zu erörternde Fälle ausgenommen, durch leichte Schrumpfung des Dotters beim Konservieren. Wo

mehrere Kerne enthalten. Die Kerne liegen häufig nahe beisammen in der mittleren Region ihrer Schollen, ein Verhalten, das für frühe Stadien bei meinen beiden Objekten charakteristisch ist. Die Kerne sind oft von einem deutlich sichtbaren Plasmahof umgeben; verbindende Plasmastränge sind nirgends wahrzunehmen. Man hat in den Dotterschollen die oben erwähnten »Dotterzellen« vor sich; die Abgrenzung des Dotters in solche bezeichnet man als »Dotterfurchung«.

Bei geeigneter Färbung zeigen die Dotterzellen von *Zygaena* bis zur vorgeschrittenen Gastrulation die in Fig. 3 wiedergegebene feinere Struktur. In der näheren Umgebung der Kerne erscheint der Dotter fein granuliert und von Plasma reichlich durchsetzt, in größerer Entfernung von ihnen besteht er aus gröberen Plättchen. Auf der Abbildung ist nur die erstgenannte Zone wiedergegeben. Die Kerne sind im Vergleich zu denen im Keimstreif meistens sehr groß, doch kommen auch solche vor, die jene an Größe nicht übertreffen. Ihre Form ist meist regelmäßig, rund bis oval. Sie enthalten stets mehrere stark gefärbte Chromatinstücke von rundlicher Gestalt. Der Rest ihres Inhalts ist blaß gefärbt und ungleichmäßig fein granuliert.

Schwartze hat an Dotterkernen von *Lasiocampa* schon auf frühen Stadien einen beginnenden »Zerfall der Chromatinsubstanz« wahrgenommen und daraus auf den Beginn der Degeneration dieser Dotterzellen geschlossen. Ich kann in der eben geschilderten feinen Verteilung des Chromatins, wie sie in den Dotterkernen von *Zygaena* bis zur vorgeschrittenen Gastrulation — und in denen von *Endromis* bis zur vorgeschrittenen Mitteldarmbildung — zu beobachten ist, kein Anzeichen von Degeneration erblicken. — Für die Histologie der Dotterkerne von *Zygaena* nach Beendigung der Gastrulation stehen mir keine günstigen Präparate zur Verfügung. Die Darstellung der Dotterkerne verlangt schon bei jungen Stadien eine weit stärkere Differenzierung als sie für die Zellen des Keimstreifs nötig ist. Unterbleibt oder versagt die Differenzierung, so färben sich Teile der plasmatischen Zone der Dotterzelle, welche die Dotterkerne umgibt, stark mit, so daß es nicht mehr möglich ist, Plasma und Kerne genau zu unterscheiden. Je älter die Embryonen sind, desto schwieriger wird die Darstellung ihrer Dotterkerne.

Zygaena ist ein besonders günstiges Objekt für das Studium der Übergänge zwischen Dotterzellen und Zellen des Keimstreifs auf

---

diese unterblieben ist, liegen die Dotterzellen einander sowohl als dem Keimstreif dicht an. Aber auch dann sind die Grenzen zwischen ihnen deutlich zu erkennen.

Stadien vor der Bildung des unteren Blattes. Wo der Dotter an die Innenfläche des Blastoderms grenzt findet man häufig in ihm große, wenig Dotter enthaltende Zellen, die dem Keimstreif dicht anliegen oder mit einem Teile ihres Plasmaleibes zwischen seine Zellen eingefügt sind. Daneben sieht man im Verbande des Keimstreifs auffallend große blasige Zellen mit großen Kernen, die sich durch diese Eigenschaften als Übergänge zu Dotterzellen erweisen (Fig. 4, auch Fig. 2 *ubg*). HEYMONS und SCHWARTZE erklären solche Zellen für »Paracyten«, die aus dem Keimstreif in den Dotter auswandern und dort ausnahmslos zugrunde gehen. Ob es sich bei *Zygaena* um eine Auswanderung von Zellen aus dem Keimstreif handelt und nicht vielmehr um Dotterzellen, welche sich dem Keimstreif anschließen, muß ich unentschieden lassen. Dafür, daß die Zellen zugrunde gingen sind keinerlei Anhaltspunkte zu finden: Degenerationserscheinungen, wie sie für »Paracyten« charakteristisch sind, und wie sie auch SCHWARTZE von *Lasiocampa* beschrieben hat, habe ich an den geschilderten Übergangszellen weder bei *Zygaena* noch bei *Endromis* wahrgenommen.

Am häufigsten habe ich derartige Zellen bei beiden Objekten in der Gegend des Hinterendes gefunden. Doch handelt es sich stets nur um wenige Zellen: An keiner Stelle geht ein größerer Bezirk des Keimstreifs in die Zellenmasse des Dotters über.

Bildung des unteren Blattes.

Ich wende mich nunmehr zu einem etwa 64 Stunden alten Stadium von *Endromis*. Zuerst einige Worte zur allgemeinen Charakteristik: Der schmale Keimstreif liegt bereits tief in den Dotter versenkt; er ist »immers«. Er kehrt seine Bauchseite, welche noch keine Spur von Extremitäten und von Segmentierung zeigt, der Oberfläche des Eies zu und ist mit beiden Enden eingekrümmt[1], etwa parallel der Oberflächenkrümmung des Eies. Sein Vorderende besitzt zwei wenig umfangreiche Vorwölbungen, die durch eine mediane, sagittal verlaufende Rinne gegeneinander abgesetzt sind. Man bezeichnet diese Vorwölbungen als »Kopflappen«. Vorder- und Hinterende sind

[1] Infolge dieser Einkrümmung war es mir nicht möglich, von allen Regionen des Embryo genaue Querschnitte zu erhalten. Wenn man die Embryonen so orientiert, daß die Mitte genau quer getroffen wird, so ergibt sich auch für die eingekrümmte vordere und hintere Partie eine Reihe günstiger Schnitte. In den Bereich dieser Schnitte fallen am Vorderende die vordere Entodermanlage und die Anlage des Stomodäums.

annähernd gleich breit[1], die Mitte ist beträchtlich schmäler als die Enden. Die Querschnitte (Textfig. 1) geben den Breitenunterschied zwischen Mitte und Vorderende genau wieder.

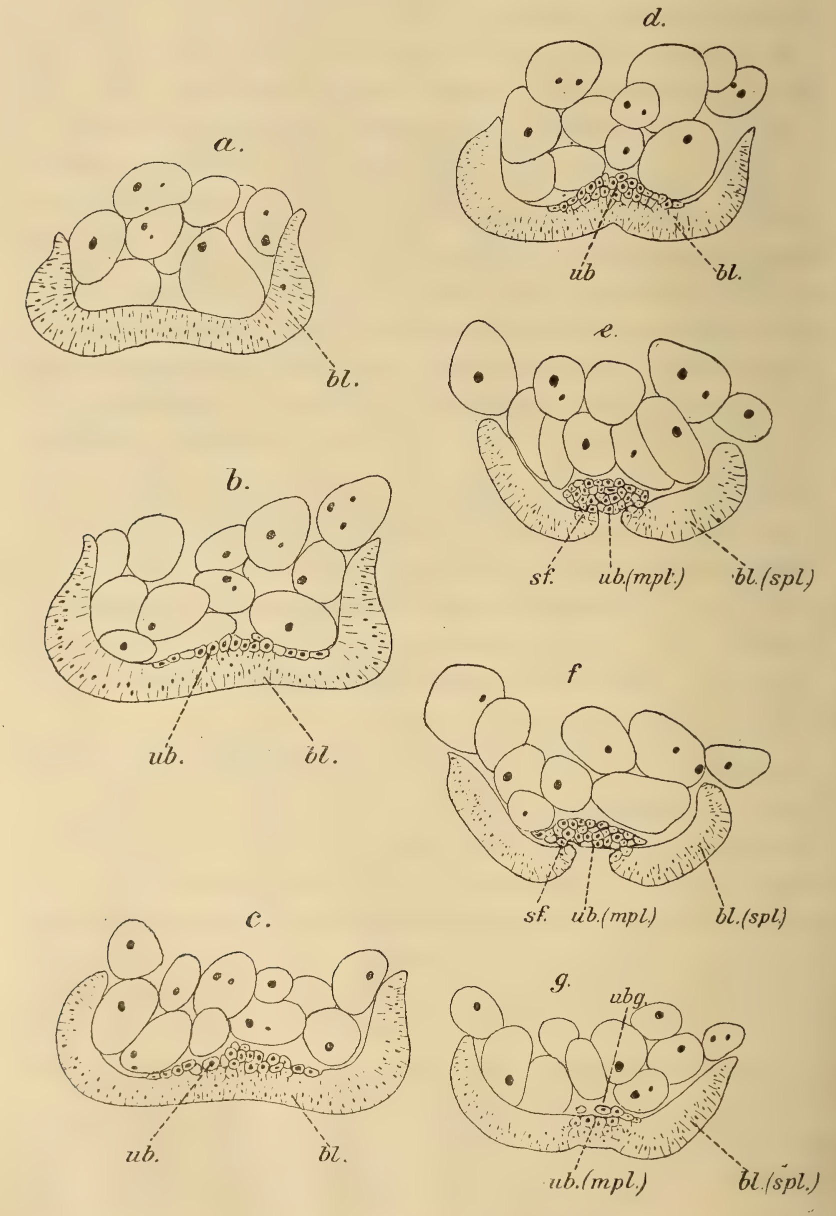
Der Dotter ist überall deutlich abgefurcht. Seine Zellen sind meist unregelmäßig gestaltet und liegen einander und dem Keimstreif dicht an, doch finden sich, hauptsächlich in der Nähe der Innenfläche des Keimstreifs, rundliche isolierte Dotterzellen; diese sind meistens von geringerer Größe als die unregelmäßig gestalteten. In Fig. 5 sind zwei Dotterkerne abgebildet. Sie unterscheiden sich von den oben beschriebenen von *Zygaena* durch ihre unregelmäßige Gestalt und ihr ungleichmäßiger verteiltes Chromatin. Von diesen Unterschieden scheint die Art der Chromatinverteilung konstant zu sein. Dagegen findet man auf allen meinen Stadien außer unregelmäßig geformten regelmäßig runde und ovale Dotterkerne. Bis zur vorgeschrittenen Mitteldarmbildung sind die regelmäßig geformten sogar entschieden in der Mehrzahl. Die beiden abgebildeten Kerne machen den Eindruck, als ob sie vor kurzem aus einer Teilung hervorgegangen seien. Man findet nicht selten solche Bilder. Da es mir nie gelungen ist, mitotische Figuren aufzufinden, liegt es nahe an eine direkte Teilung der Dotterkerne zu denken, wie sie an Dotterkernen und in der Serosa von *Lasiocampa* (Schwartze) erschlossen worden ist. Sie wurde in dem genannten Falle, gemäß der von Flemming und Ziegler begründeten Anschauung, als Zeichen von Degeneration aufgefaßt[2]. In der Serosa von *Endromis* habe ich ähnliche Bilder gesehen.

Überblickt man die Abbildungen der umstehenden Textfig. 1 (Querschnitte), ohne sich auf das Stadium einzelner Schnitte einzulassen, so sind überall zunächst Dotterzellen und Keimstreif zu unterscheiden. An letzterem erkennt man außer dem aus zylindrischen Zellen gebildeten Blastoderm (*bl*) eine weniger umfangreiche Zellgruppe, welche aus blasigen und polygonalen Zellen besteht und von der Mitte des Blastoderms aus dorsal — auf allen Figuren ist die Dorsalseite nach oben gekehrt — in den Dotter vorragt (*ub*). Beide Bestandteile des Keimstreifs sind durch Übergangszellen miteinander

[1] Bei wenige Stunden jüngeren Embryonen ist das Hinterende bedeutend breiter.

[2] Auf den vorliegenden Fall paßt die Ansicht Zieglers, daß Amitose bei Metazoen »vorzugsweise ..... bei Kernen vorkommt, welche einem ungewöhnlich intensiven Sekretions- oder Assimilationsprozeß vorstehen«. Daß die Amitose nicht immer auf diese Ursache zurückzuführen ist, beweist ihre Rolle bei der Eibildung von *Tubularia* (Doflein).

verbunden. Es ist wohl erlaubt, mit Rücksicht auf die einfachere Benennung in der folgenden Schilderung, die anerkannte Tatsache, daß es sich bei solchen Bildern um einen Gastrulationsprozeß handelt,



Textfig. 1 *a*—*g*.

vorweg zu nehmen; ich bezeichne den medianen Zellkomplex *ub* als »unteres Blatt« und vermeide absichtlich den Namen Entomesoderm, da der entodermale Charakter dieses Blattes bestritten wird.

Verfolgt man die Querschnitte in der Richtung von vorn nach hinten, so trifft man zunächst einige (Textfig. 1 *a*), welche die Kopflappen flächenhaft getroffen haben. Das Blastoderm erscheint auf solchen Schnitten mehrschichtig, was aber wohl nur auf die schiefe Schnittrichtung zurückzuführen ist. Von einem unteren Blatte ist noch nichts zu bemerken. Einige Schnitte weiter hinten (Textfig. 1 *b*) ist der Keimstreif merklich breiter geworden. Das Blastoderm zeigt an seiner Ventralseite eine seichte Einsenkung. Dorsal ist ihm eine Reihe blasiger und polygonaler Zellen angelagert, welche hier das untere Blatt bilden. In der Mitte sind zwischen beiden Blättern Übergänge sichtbar, während die seitlichen Zellen des unteren Blattes gegen das Blastoderm abgegrenzt sind. Auf den folgenden Schnitten zeigt der Keimstreif das gleiche Aussehen, nur nimmt das untere Blatt von Schnitt zu Schnitt an Masse zu und die Stelle des Zusammenhanges zwischen beiden Blättern wird beständig breiter (Textfig. 1 *c*). Dann beginnt der Keimstreif allmählich schmäler zu werden, und als wichtigster Unterschied tritt eine deutliche Kerbe in der Mitte seiner Ventralseite auf; es ist also in dieser Region, im Gegensatz zur eben beschriebenen, eine Gastrularinne vorhanden (Textfig. 1 *d*). Dementsprechend ist auch das untere Blatt schmäler geworden und ragt in der Mitte weiter gegen den Dotter vor. Wenige Schnitte weiter hinten beginnt die vordere Einkrümmung des Embryo. Auf dieser Strecke fallen die Schnitte flächenhaft aus; eine genauere Beschreibung ist deshalb nicht statthaft. Hervorzuheben ist, daß die Bildung des unteren Blattes nirgends unterbrochen wird. Hinter der Biegung trifft man auf den ersten Schnitten den in Textfig. 1 *d* abgebildeten Typus wieder, er geht aber bald in den der Textfig. 1 *e* über. Es entsteht hier das Bild einer Gastrulation mit »Mittelplatte« (*mpl*) und »Seitenplatten« (*spl*). Man stellt sich diesen Vorgang folgendermaßen vor: In der Region, in welcher die Gastrulation nach dem genannten Typus stattfindet, sondern sich am Keimstreif nebeneinander drei Platten. Die mittlere Platte wird in die Tiefe versenkt, während sich die Seitenplatten über sie wegschieben und in der Mediane miteinander verwachsen. Aus der Mittelplatte geht dabei das untere Blatt, aus den Seitenplatten des Ektoderm hervor. Dieser Auffassung (KORSCHELT und HEIDER) gemäß hätte man in Textfig. 1 *e*, *f* und *g* verschiedene Stadien der Gastrulation mit Mittelplatte und Seiten-

platten vor sich. Bei *g* läge die Mittelplatte (*mpl*) noch zwischen den Seitenplatten (*spl*). Bei *e* und *f* wäre sie schon deutlich differenziert und in die Tiefe geschoben, die Seitenplatten hätten sich aber noch nicht über ihr zusammengeschlossen. Von den drei Schnitten ist der in *e* dargestellte am weitesten vorn geführt, der der Fig. *f* wenig weiter hinten und der der Fig. *g* eine größere Strecke hinter dem von *f*. Was die Art anlangt, wie in solchen Fällen die Mittelplatte versenkt werden soll, so unterscheidet man zwischen dem Prozeß der »Einstülpung« und dem der »Überschiebung« (an Lepidopteren beobachtet von Kowalevsky, Bobretzky und Schwartze). Für die »Einstülpung« soll die lange Dauer des Zusammenhanges der Mittelplatte mit den Seitenplatten vermittels seitlicher Falten und die Einkrümmung der Mittelplatte zu einem deutlichen Rohre, für die »Überschiebung« soll das Fehlen der Einkrümmung und der Faltenbildung und die frühzeitige Trennung der Mittelplatte von den Seitenplatten charakteristisch sein. Wie die Figuren zeigen, fehlt bei *Endromis* die Einkrümmung der Mittelplatte, zugleich aber ist ein dauernder Zusammenhang der drei Platten vorhanden und die Faltenbildung (bei *e* und *f*) angedeutet (*sf*). Man wird daher in diesem Falle am besten von einem Übergang zwischen den genannten beiden Typen sprechen, wie ihn bereits Graber für Lepidopteren angegeben hat, und diese Art der Bildung des unteren Blattes als Einstülpung ohne Bildung eines deutlichen Rohres bezeichnen. Ich werde auf diese Deutung bei Gelegenheit der Beschreibung eines späteren Stadiums (Textfig. 2) zurückkommen.

Zwischen Textfig. 1 *e* und 1 *f* sind folgende Unterschiede bemerkbar. Bei *e* sind die Seitenplatten einander in der Mediane mehr genähert, der Zusammenhang zwischen den beiden Blättern ist deutlicher, das untere Blatt ist weniger in die Breite ausgedehnt. Über die Bedeutung dieser Unterschiede bin ich zu keinem endgültigen Resultat gekommen. Da Bilder, wie die in *e* und *f* wiedergegebenen, in der mittleren Gastrulationsstrecke mehrmals miteinander abwechseln, darf man vielleicht an segmentale Unterschiede denken, die sich bei der Bildung des unteren Blattes geltend machten, bevor noch Segmente äußerlich am Embryo zu erkennen sind.

Nahe der hinteren Einkrümmung des Embryo gehen die Bilder nach Typus *g* in solche mit einschichtigem Blastoderm ohne Andeutung einer Gastrulation über. Man trifft in dieser Region besonders häufig Übergangszellen zwischen Keimstreif und Dotter, wie ich sie oben beschrieben habe. Auf Fig. 1 *g* sind bereits einige solche Zellen (*ubg*) sichtbar.

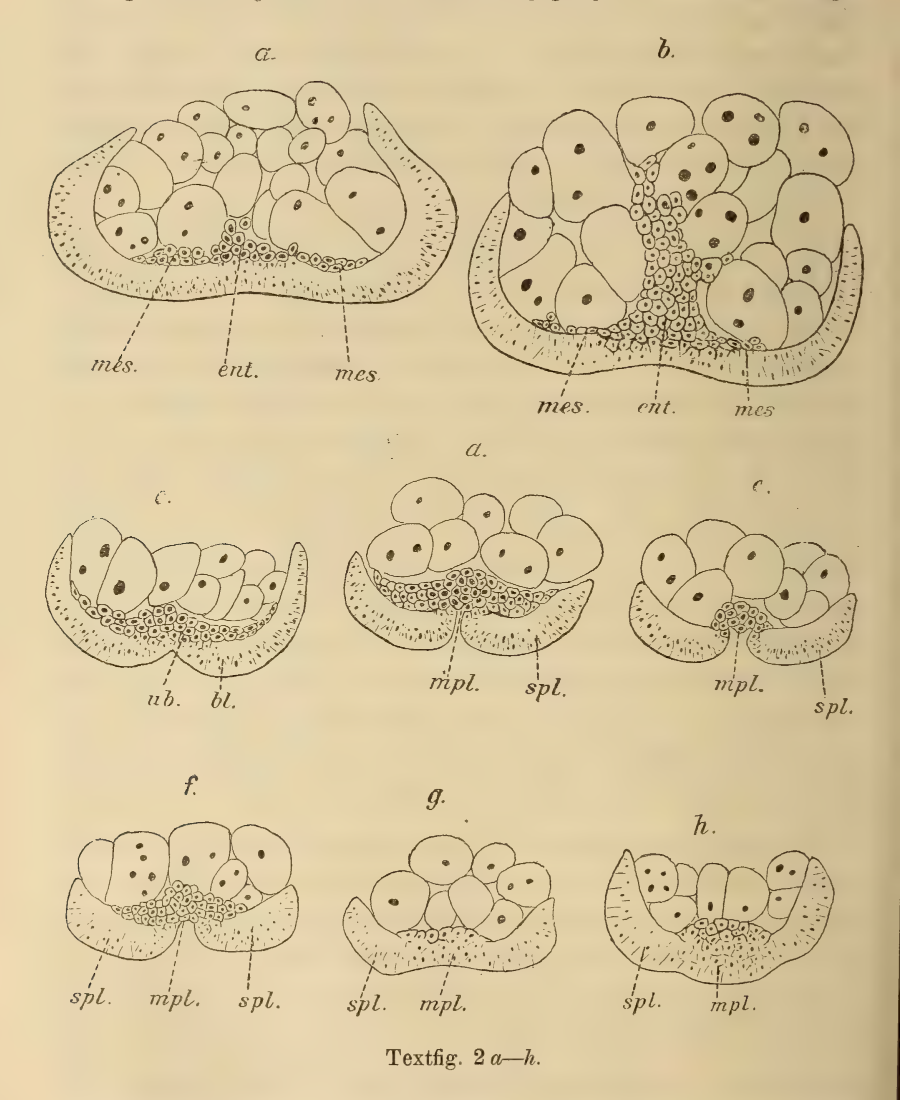
Die Untersuchung des eben geschilderten Stadiums ergibt hinsichtlich der Bildung des unteren Blattes folgende Hauptresultate: Das untere Blatt wird zuerst in der mittleren und der vorderen Region (mit Ausschluß der Kopflappen) des Embryo angelegt. Die Anlage auf dieser Strecke findet auf dreierlei Art statt: Vorn ohne Rinne, durch Einwucherung des Blastoderms, dahinter durch Einwucherung unter Bildung einer Rinne, schließlich durch Bildung einer Mittel- und zweier Seitenplatten. Das untere Blatt der ersten Region geht in das der zweiten, das untere Blatt der zweiten in das der dritten ohne Unterbrechung über.

Um das Verhalten des unteren Blattes auf der Strecke der vorderen Biegung des Keimstreifs genauer zu untersuchen, wurde die Schnittserie angefertigt, welcher das Bild der Fig. 6 entnommen ist. Es handelt sich um einen der Sagittalebene durch den Embryo annähernd parallelen, nahe der Mediane verlaufenden Schnitt. Das Alter des betreffenden Eies betrug, wie beim zuletzt erwähnten Stadium, etwa 64 Stunden. Auf der Abbildung ist nur die vordere Hälfte des Schnittes wiedergegeben, da weiter hinten das untere Blatt noch fehlt. Man unterscheidet am Keimstreifen das (auf der Abbildung dunkler gefärbte) aus zylindrischen Zellen gebildete Blastoderm (*bl*), dem das aus polygonalen und blasigen Zellen bestehende untere Blatt (*vub* und *mub*) anliegt. Auf der weitaus längeren Strecke hängen beide Blätter innig zusammen, nur an seinem vorderen und hinteren Ende ist das untere Blatt gegen das Blastoderm abgegrenzt infolge der leichten Abweichung der Schnittrichtung nach der Transversalebene zu, wodurch an den beiden genannten Stellen die Linie des Zusammenhanges der Blätter überschritten wurde.

Das untere Blatt bildet in seiner ganzen Länge eine ununterbrochene Zellenmasse. Es erscheint in der vorderen Region des Keimstreifs (*vub*) und in der mittleren (*mub*) annähernd gleich stark entwickelt; an der Grenze beider aber, in der Gegend der vorderen Einkrümmung, ist eine Stelle wahrzunehmen (*x*), wo es an Wachstum beträchtlich zurückgeblieben ist. Zieht man die übrigen Schnitte der Serie, soweit auf ihnen das untere Blatt getroffen ist, zum Vergleiche heran, so ergibt sich außerdem, daß das untere Blatt an der fraglichen Stelle auch weniger weit seitwärts ausgebreitet ist als an den übrigen. Die Sagittalschnitte bestätigen somit, daß die Bildung des unteren Blattes auf der vorderen Einkrümmung nirgends unterbrochen ist, zeigen aber zugleich, daß zwischen seiner vorderen und seiner

mittleren Region eine Strecke besteht, auf der es an Wachstum zurückbleibt.

Das Stadium, zu dem ich nun übergehe, ist etwa 70 Stunden alt. Die Segmentierung ist bereits deutlich ausgeprägt. Extremitätenanlagen



Textfig. 2 *a—h*.

fehlen noch. Von den beiden Enden ist jetzt das hintere merklich schmäler; den Unterschied zwischen Vorderende und Mitte veranschaulicht Textfig. 2. — Am meisten fällt, im Vergleich mit dem zuletzt besprochenen Stadium, die starke Erweiterung der Kopflappen auf.

Einen Querschnitt nahe hinter der medianen, sagittal verlaufenden Rinne zwischen den Kopflappen gibt Textfig. 2*a* wieder. Die Stelle entspricht annähernd derjenigen in der zuletzt beschriebenen Querschnittserie, welcher der Schnitt der Textfig. 1*a* entnommen ist. Wie dort fehlt am Blastoderm eine ventrale Einkerbung, eine Gastrularinne. Das untere Blatt liegt, wie bei Textfig. 1*b* dem Blastoderm als breite Zellenmasse an, nur dehnt es sich weiter nach den Seiten aus und läßt drei eng aneinandergrenzende Zellengruppen unterscheiden: Eine mittlere (*ent*), welche am weitesten in den Dotter vorspringt und in ihrer ganzen Breite mit dem Blastoderm durch Übergänge verbunden ist, und zwei seitliche (*mes*) flachere, welche gegen das Blastoderm abgegrenzt sind. Nach vorn zu lassen sich diese drei Gruppen in die Kopflappen hinein verfolgen. Dabei nimmt die mittlere beständig an Masse ab, so daß die seitlichen bald nur mehr durch eine Reihe von Zellen miteinander verbunden sind. Die vordersten Schnitte sind flächenhaft und ungünstig zur Beurteilung der Verhältnisse. Ich kann daher nicht entscheiden, ob das Blastoderm der Kopflappen selbst an der Bildung des unteren Blattes in dieser Region beteiligt ist. Man kann nur erkennen, daß die Zellen der seitlichen Gruppen des unteren Blattes bis an die vordere Wölbung der Kopflappen reichen.

Wenn man die Verhältnisse von der Stelle der Textfig. 2*a* weiter nach hinten verfolgt, so fällt vor allem das beständige Anwachsen der mittleren Zellmasse des unteren Blattes (*ent*) auf, welche schon wenige Schnitte hinter Fig. 2*a* die Dimensionen und die histologische Beschaffenheit erreicht, wie sie Textfig. 2*b* wiedergibt. Das Blastoderm besteht hier in seinem mittleren Teile aus einer auffallend dünnen Schicht, die Strecke seines Überganges in das untere Blatt ist außerordentlich breit. Das untere Blatt ragt als mächtiger Zellenkegel (*ent*) in den Dotter hinein. Die oben beschriebenen seitlichen Zellgruppen des unteren Blattes bestehen nur mehr aus wenigen Zellen. Der in den Dotter vorragende Zellenkeil besteht zum größten Teil aus großen blasigen Zellen. An den Grenzen dieses Keiles gegen den Dotter sind sie besonders groß und locker aneinander gelagert. Hier finden sich häufig Übergänge von blasigen Zellen zu Dotterzellen. An der am weitesten in den Dotter vorgeschobenen Partie des unteren Blattes sind die Endzellen in Spitzen ausgezogen. Auf dem nächsten Schnitte hinter dem von Fig. 2*b* sind die geschilderten seitlichen Gruppen des unteren Blattes nicht mehr zu unterscheiden. Hier und auf den nächstfolgenden Schnitten besteht

das untere Blatt aus einer einheitlichen, tief in den Dotter hineinragenden Masse von blasigen Zellen. Auf meinen Präparaten von diesem Stadium ist die beschriebene Zellmasse auf 7 bis 8 Schnitten zu je 10 μ sichtbar. Das untere Blatt bildet also hier in der vorderen Region eine besonders mächtige Anhäufung. Ich bezeichne diese Anhäufung, der einfacheren Ausdrucksweise halber, im folgenden als »Gastrulakeil«[1].

Weiter hinten flacht sich die Zellmasse des unteren Blattes allmählich ab, der Keimstreif wird immer schmäler, und es tritt auf der Ventralseite des Blastoderms eine anfangs seichte, dann immer tiefer einschneidende Kerbe auf, genau wie das auf dem zuletzt beschriebenen Stadium zu bemerken war. Zugleich wird die Übergangsstelle vom Blastoderm zum unteren Blatt wieder schmäler und das untere Blatt ragt immer weiter nach den Seiten vor. Ein derartiges Bild ist in Textfig. 2*c* wiedergegeben. Dieser Gastrulationstypus läßt sich bis in die vordere Biegung des Embryo und hinter dieser noch einige Schnitte weit verfolgen. Dabei breitet sich aber das untere Blatt nicht überall gleich weit nach den Seiten aus, sondern es wird eine regelmäßig wechselnde Ab- und Zunahme dieses Blattes im Verlaufe der genannten Strecke bemerkbar. Hinter der vorderen Biegung wird die mediane Rinne immer tiefer, und es erscheinen Bilder wie die von Textfig. *d* und *e*. Beide lassen sich auf den dritten Gastrulationstypus zurückführen, der am zuletzt beschriebenen Stadium beobachtet wurde, auf die Bildung des unteren Blattes durch Differenzierung des Blastoderms in eine Mittel- und zwei Seitenplatten. Bei *d* hat sich die Mittelplatte (*mpl*) nach beiden Seiten weit ausgebreitet, die beiden Seitenplatten (*spl*) sind einander in der Mediane stark genähert. Etwas weiter hinten, auf dem Schnitte von *e* fällt die geringe Masse des unteren Blattes auf, das hier auf die Mitte des Schnittes beschränkt ist; die Seitenplatten sind, im Vergleich zu *d* weit voneinander entfernt. Auf beiden Figuren sind Seitenplatten und Mittelplatte durch Übergangszellen zwischen Blastoderm und unterem Blatte miteinander verbunden, nur treten diese Übergänge auf Textfig. 2*e* infolge der geringeren Entwicklung des unteren Blattes mehr hervor. Daher trägt diese Figur deutlicher den Charakter der

---

[1] Dieser Gastrulakeil wurde bereits von HATSCHEK (Taf. VII, Fig. 4) abgebildet und richtig gedeutet; er bezeichnet ihn als »Entoderm« und erblickt in ihm »die Anlage des Mitteldarmes«. — SCHWARTZE bezeichnet den Gastrulakeil als »Mesodermanhäufung«, läßt aus ihm nur die Blutzellen hervorgehen und bringt ihn zum Mitteldarmepithel nicht in Beziehung.

Einstülpung. Eine Einkrümmung der Mittelplatte zu einem Rohre ist auf keiner der beiden Abbildungen zu bemerken. Hinter der Region von Fig. *e* wächst die Masse des unteren Blattes wieder an, bis wieder Bilder mit dem Aussehen von *d* erscheinen. Es folgen dann weiter bis zur hinteren Biegung des Embryo regelmäßig wechselnd An- und Abschwellungen des unteren Blattes. Die Schnitte durch die Anschwellungen zeigen bald den Typus der Textfig. 2*f*, diejenigen durch Stellen mit schwächerer Entwicklung des unteren Blattes den von Textfig. 2*g*. In beiden Fällen zeigt sich eine Abnahme der Masse des unteren Blattes, bei *f* im Vergleich mit *d*, bei *g* im Vergleich mit *e*. Bei *f* ist außerdem die Entfernung der Seitenplatten in der Mitte bedeutend größer und die Gastrulafurche weniger tief als bei *d*. Auf Fig. *g* ist die Mittelplatte nur schwach gegen den Dotter vorgewölbt. In der Region hinter *g*, nahe der hinteren Biegung des Embryo, liegt die Mittelplatte noch zwischen den Seitenplatten (Textfig. 2*h*). Es lassen sich hier noch regelmäßige An- und Abschwellungen der Zellmasse der Mittelplatte verfolgen. In Fig. *h* ist die Stelle einer solchen Anschwellung getroffen. Im Verlaufe der hinteren Biegung ist die Mittelplatte noch zu unterscheiden, jenseits der hinteren Biegung, am Hinterende des Embryo, fehlt das untere Blatt noch vollkommen. Man findet demnach, im Einklang mit meinen Befunden an der zuletzt beschriebenen Querschnittserie, auch hier einen allmählich von vorn nach hinten vorschreitenden Gastrulationsprozeß.

Infolge der Krümmung des Embryo am vorderen und hinteren Ende ist es nicht möglich, die Zahl der Anschwellungen des unteren Blattes auf Querschnittserien festzustellen und mit der Anzahl der segmentalen Mesodermanhäufungen zu vergleichen, welche auf Sagittalschnitten zu bemerken sind (vgl. Textfig. 4 *mes*). Ich halte es aber für höchst wahrscheinlich, daß es sich auch auf den Querschnitten um nichts andres als um diese segmentalen Anhäufungen handelt. Den Bildern der Sagittalschnitte gemäß fielen die Anschwellungen mit den Segmenten, die Stellen mit schwächerer Entwicklung des unteren Blattes mit den Segmentgrenzen zusammen. Den eben beschriebenen Querschnittbildern (Textfig. *g* und *h*) zufolge wären diese segmentalen Unterschiede auf der Gastrulationsstrecke mit Mittelplatte und Seitenplatten bereits ausgeprägt, bevor die Einstülpung der Mittelplatte begonnen hat.

Auch am Hinterende findet die Bildung des unteren Blattes nach dem Typus einer Gastrulation mit Mittelplatte und Seitenplatten statt.

Von »seitlicher Überschiebung«, wie SCHWARTZE sie am Hinterende von *Lasiocampa* gefunden hat, darf aber bei *Endromis* auch hier nicht gesprochen werden, da der Zusammenhang mit den Seitenplatten noch erhalten bleibt, wenn die Mittelplatte bereits in die Tiefe gesunken und eine deutliche Gastrulafurche sichtbar ist. Das untere Blatt bildet am Hinterende keine wesentlich dickere Lage als in der mittleren Region des Embryo. Der größeren Breite des Hinterendes entsprechend wird aber hier bedeutend mehr Zellmaterial eingestülpt, und das untere Blatt breitet sich weiter nach den Seiten aus. Genauere Untersuchungen der Verhältnisse mittels Querschnitten werden bald durch die Einkrümmung nach innen erschwert, welche das Hinterende noch vor Beendigung der Gastrulation erleidet.

Die Trennung der Keimblätter auf der Strecke vom vorderen Ende der Gastrulafurche an bis zum hinteren Ende des Keimstreifs findet von vorn nach hinten vorschreitend statt. Wenn die Furche sich geschlossen hat, kann man auf Querschnitten noch immer das Alternieren von Stellen mit stark und solchen mit schwach entwickeltem unteren Blatt bemerken. An ersteren ist es weit nach den Seiten ausgebreitet, an letzteren ist es auf die Mitte beschränkt. Dann dringt es an den Stellen, an denen es schwach entwickelt ist, nach den Seiten vor und läßt schließlich die Mitte vollkommen frei, während es auf den Strecken, wo es Anschwellungen bildet, auch nach der Trennung der Blätter in der Mediane dem Ektoderm noch dicht anliegt. Hier verläßt das untere Blatt erst bei der Anlage der Cölomsäckchen die Mediane. Mit diesen Beobachtungen stimmt die Angabe SCHWARTZES überein, wonach das Mesoderm an den »Segmentgrenzen« früher nach den Seiten zurückweichen soll als in der »Segmentmitte«. SCHWARTZE fügt hinzu, das »Einstülpungsrohr« schließe sich an den ersteren früher als an der letzteren. Diesen Unterschied habe ich bei *Endromis* nicht auffinden können, auf keinen Fall ist er bei meinem Objekte bedeutend.

Der Abschluß der Gastrulation am Vorderende des Embryo soll im folgenden im Zusammenhang mit der Bildung des Stomodäums und der vorderen Mitteldarmanlage behandelt werden.

Bildung des Stomodäums und der vorderen Mitteldarmanlage.

Der Embryo der Querschnittserie, nach welcher die Figg. 7—9 gezeichnet sind, war etwa 80 Stunden alt. Er zeigt annähernd dieselben Breitenverhältnisse wie der von Textfig. 2. An seinem vorderen Abschnitt trägt er ein Paar deutliche Extremitätenanlagen. Diese

erheben sich nahe vor der Stelle, an welcher das stark verbreiterte Vorderende (Region der Gastrulation ohne Rinne, Textfig. 2) ziemlich unvermittelt in die schmale mittlere Partie (Region mit Gastrulafurche, Textfig. 2) übergeht. Der Lage nach halte ich diese Anlagen für die der Antennen. Da aber auf Stadien mit zwei Paar Gliedmaßenanlagen das zweite Paar stärker entwickelt ist, und da ich genaue Vergleiche an Oberflächenbildern nicht angestellt habe, will ich die Möglichkeit nicht ausschließen, daß es sich um die Mandibeln handeln könne.

Fig. 7 stellt einen Querschnitt durch die vordere Region vor, an der Stelle, an der der »Gastrulakeil« beginnt. Die beiden Blätter (*ekt* und *ub*) sind in ihren seitlichen Partien scharf gegeneinander abgegrenzt, in der Mitte hängen sie zusammen (*ent*). Vom Ektoderm aus ragen hier einige Zellen gegen das untere Blatt vor (*stom*), welche den Zusammenhang zwischen beiden Blättern vermitteln, sich aber durch ihre dunkle Färbung und gedrängte Lagerung als Abkömmlinge des Ektoderms erweisen. Einen Schnitt weiter vorn ragen die Zellen dieser Gruppe noch stärker vor. Eine scharfe Grenze zwischen beiden Blättern ist auch hier nicht vorhanden. Das untere Blatt bildet hier in der Mitte eine bedeutend dünnere Lage als auf dem Schnitt von Fig. 7. Ich will gleich erwähnen, daß die vorragenden Ektodermzellen die Stelle bezeichnen, an der sich das Stomodäum als Ektodermeinstülpung anlegt. — Dann folgen, immer in der Richtung nach vorn, mehrere Schnitte, auf denen sich die Vorwölbung des Ektoderms allmählich verliert und die beiden Blätter sich auch in der Mitte immer deutlicher gegeneinander abgrenzen. Dabei bildet hier das untere Blatt eine immer dünnere Lage, während seine seitlichen Partien stark entwickelt sind, entsprechend dem Befunde auf dem Stadium der Textfig. 2. Die seitlichen Partien des unteren Blattes breiten sich an den Innenwänden der Kopflappen aus und bilden hier das »Kopfmesoderm«.

Ich verfolge nunmehr das Verhalten der Keimblätter hinter der Stelle, welche durch die vorragenden Ektodermzellen als Ursprungsstelle des Stomodäums gekennzeichnet war. Auf dem Schnitt von Fig. 8, dem nächsten hinter dem von Fig. 7, sind an den Seiten die Blätter wie bisher gegeneinander abgegrenzt, während in der Mitte Übergänge vorhanden sind. Das Ektoderm ragt hier median nur mit wenigen Zellen gegen das untere Blatt vor, der mittlere Teil des unteren Blattes ist stärker entwickelt und weiter in den Dotter vorgeschoben als bei Fig. 7. Zwei Schnitte weiter hinten

(Fig. 9) sind die Blätter überall durch eine deutliche Grenze voneinander getrennt. Am Ektoderm ist ventral auf jeder Seite eine Vorwölbung bemerkbar, die Basis der oben genannten Gliedmaßenanlagen. Das untere Blatt ist in der Mitte flacher geworden. Einige blasige Zellen ragen hier vom unteren Blatte aus in den Dotter vor. Zwei Schnitte weiter hinten beginnt der Übergang der verbreiterten vorderen Region des Embryo in die schmale mittlere. Die Trennung der Keimblätter ist hier überall vollzogen.

Der Gastrulakeil in der vorderen Region ist bei dem geschilderten Präparate auf neun Querschnitten zu je 10 μ getroffen. Er ragt nirgends mehr so weit in den Dotter vor, wie das beim vorher geschilderten Stadium in der Region von Textfig. 2*b* der Fall war (man vergleiche diese mit Fig. 8). Wenn man die Seitenpartien des unteren Blattes auf diesen beiden Figuren vergleicht, bemerkt man eine bedeutend stärkere Entwicklung ihres Zellenmaterials auf Fig. 8. Die Abnahme des mittleren Teils ist aber wohl nicht allein auf diese Zunahme an den Seiten zurückzuführen. Auf den meisten Querschnitten hinter dem von Fig. 9, soweit sie noch den Gastrulakeil getroffen haben, sieht man Reihen von blasigen Zellen, welche sich von der mittleren Partie des unteren Blattes aus in den Dotter hinein erstrecken; andere blasige Zellen liegen, ohne Zusammenhang mit dem unteren Blatte, zerstreut zwischen den Dotterschollen. Man wird an eine Loslösung von Zellen aus dem Verbande des unteren Blattes denken müssen, wie sie SCHWARTZE für die »vordere Mesodermanhäufung« von *Lasiocampa* angegeben hat. Diese Loslösung würde, den eben beschriebenen Bildern nach, in der hinteren Partie der Anhäufung beginnen.

Querschnittserien von Embryonen im Alter von etwa 80 bis 88 Stunden lassen eine zunehmende Auflockerung des Zellmaterials des Gastrulakeiles erkennen. An seinem Vorderende, an der Stelle, an der im eben beschriebenen Stadium die beiden Blätter median zusammenhingen, erscheint auf diesen Präparaten in der Mitte eine deutliche dorsal gerichtete Einsenkung des Ektoderms. Da ich die Ektodermeinsenkung als Anlage des Vorderdarms, als das Stomodäum, deute, will ich sie von vornherein mit diesem Namen bezeichnen.

Die Querschnittserie, welcher Fig. 10 bis Fig. 13 entnommen ist, stammt von einem Embryo im Alter von ungefähr 88 Stunden. Die vordere Region dieses Embryo hat, im Vergleich mit der am Embryo von 80 Stunden, an Breite beträchtlich zugenommen; zugleich aber ist sie auf weniger Querschnitten getroffen und erscheint daher

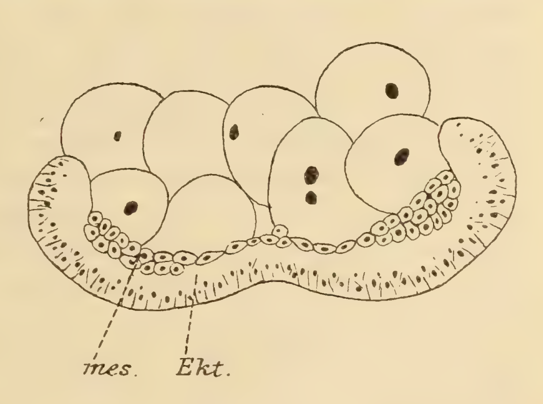
kürzer. Diese Verkürzung beträfe hauptsächlich die Strecke vom Vorderende der Kopflappen an bis zu dem des Gastrulakeiles. Auf Grund von Vergleichen an Längsschnitten bin ich der Ansicht, daß es sich dabei nicht oder nur zum geringen Teil um eine tatsächliche Abnahme an Länge handelt; die Erscheinung beruht vielmehr auf der stärkeren Einkrümmung der Kopflappen auf diesem Stadium. Hinter der äußeren Mündung des Stomodäums, einem schmalen Querspalt, wird ein weiterer Unterschied bemerkbar: Zwei längs verlaufende, nach hinten divergierende Ektodermfurchen, welche bis zu der Stelle reichen, an der die verbreiterte vordere in die schmälere Mittelregion übergeht, grenzen auf der Ventralfläche einen mittleren Abschnitt gegen zwei seitliche ab. Diese Furchen waren schon auf dem zuvor beschriebenen Stadium am Hinterende der Kopfregion angedeutet (Fig. 9), jederseits neben der Ansatzstelle der zuerst angelegten Extremität. Ich halte diese Gebilde für identisch mit der »Kopffalte«, welche Escherich am Muscidenembryo beschrieben hat. Der Embryo von 88 Stunden hat in der Kopfregion zwei Paare Extremitätenanlagen, von denen das hintere stärker entwickelt ist.

Der Schnitt Fig. 10 hat die Gegend der Stomodäummündung (*stom*) getroffen und läßt das Lumen dieser Ektodermeinstülpung als einen Spalt erscheinen, dessen zellige Umrahmung beiderseits stark in die Breite ausgezogen ist. An der Dorsalseite ist das Ektoderm des Stomodäums gegen das lockere, blasige Zellmaterial des unteren Blattes deutlich abgegrenzt, an den beiden seitlichen Ecken dagegen sind die Zellen des unteren Blattes dem Ektoderm so dicht angelagert, daß nur mehr auf Grund histologischer Unterschiede eine Grenze zwischen beiden Blättern gezogen werden kann. Das Zellmaterial an den Ecken des Stomodäums geht ohne Grenze in die seitlichen Partien (*mes*) des unteren Blattes über. (Die Trennungsstelle auf der linken Seite vom Beschauer aus ist künstlich verursacht.) Diese seitlichen Partien sind, wie es auf dem Stadium von 80 Stunden der Fall war, deutlich vom Ektoderm getrennt. Auf dem nächsten Schnitt in der Richtung nach hinten (Fig. 11) sind das Stomodäum und das ventrale Ektoderm nur mehr durch wenige Zellen verbunden. Die mittlere Partie des ventralen Ektoderms wölbt sich nach der ventralen Seite zurück. Die zurückgewölbte Partie wird von zwei seichten Einsenkungen des Ektoderms begrenzt, der ersten Andeutung der oben besprochenen Längsfurchen. Vom Lumen des Stomodäums ist nur mehr ein schmaler Spalt sichtbar. An der zelligen Umrahmung dieses Spaltes kann man wieder zwei Schichten unterscheiden: Eine

innere dicht gelagerte, mit ektodermalem Charakter, und eine äußere, welche aus helleren, lockerer gefügten, größtenteils blasigen Zellen besteht und somit als Bestandteil des unteren Blattes zu betrachten ist. An der dorsalen Wand des Stomodäums sind die beiden Blätter wie bei dem zuletzt beschriebenen Schnitte voneinander getrennt, während sie an den Seiten innig zusammenhängen. Von der dicht gelagerten Ektodermschicht bis zu den blasigen Zellen sind hier alle Übergänge vorhanden. Ich habe den Zellen, welche nicht ausgesprochen den Charakter des unteren Blattes tragen, die Farbe des Ektoderms gegeben. — An das Zellmaterial an den Seiten des Stomodäums schließen sich wieder die seitlichen Zellpartien des unteren Blattes (*mes*) ohne Unterbrechung an.

Einen Schnitt weiter hinten (Fig. 12) ist die von den Seitenfurchen begrenzte mittlere Partie des ventralen Ektoderms breiter, die Seitenfurchen sind tiefer. Das Lumen des Stomodäums ist hier nicht mehr sichtbar. An seiner Stelle sieht man eine (dunkel angegebene) Gruppe dicht gelagerter Zellen, welche nach allen Seiten hin, auch ventral, in Zellmassen vom histologischen Charakter des unteren Blattes übergeht. Ich deute die mittlere Zellgruppe als Ektoderm der hinteren Wandung des Stomodäums. Die Zellmasse des unteren Blattes, welche mit dieser Wandung zusammenhängt, ist dorsal am schwächsten entwickelt; ventral geht sie deutlich in die mittlere Partie des Ektoderms der Bauchwand über; nach den Seiten ragt sie beträchtlich vor. Sie ist aber hier, im Gegensatz zu ihrem Verhalten auf den beiden eben geschilderten Schnittfiguren, sowie auf den Figg. 7—9, von den weiter seitlich gelagerten Partien des unteren Blattes (*mes*) durch eine kleine Lücke getrennt. Auf dem Schnitte hinter dem von Fig. 12 ist vom Stomodäum nichts mehr zu bemerken. Das Ektoderm der Bauchwand geht wieder median in die mittlere Partie des unteren Blattes über. Diese besteht aus einer locker zusammengefügten Anhäufung von blasigen Zellen, von denen die am weitesten dorsal gelagerten in regellosen Gruppen in den Dotter vorgeschoben sind. Wenn man diesen Schnitt mit dem der Fig. 12 zur Deckung bringt, so bemerkt man, daß die Zellen der Anhäufung des unteren Blattes einen Teil der als Ektoderm der hinteren Stomodäumwand gekennzeichneten Zellmasse der Fig. 12 nicht bedecken. Es kommen somit einige Zellen der ektodermalen hinteren Stomodäumwand direkt mit dem Dotter in Berührung. — Einen Schnitt weiter hinten (Fig. 13) hat der mittlere Abschnitt des ventralen Ektoderms abermals an Breite zugenommen, die Seitenfurchen

haben sich wieder vertieft. Das Ektoderm hängt median mit dem unteren Blatte nur an einer schmalen Stelle und undeutlich zusammen. Die Anhäufung des unteren Blattes (*ent*) ist flacher geworden. Sie läuft dorsal in der Mitte in eine Anzahl runder und lang gestreckter blasiger Zellen aus, welche sich, locker aneinander gereiht, weit in den Dotter hineinerstrecken. Diese Zellen fallen zum Teil durch besondere Größe und durch ihren Reichtum an Dotter auf. Den Seitenteilen des Ektoderms sind wenige Zellen (*mes*) angelagert, welche hier die mehrfach erwähnten »seitlichen Partien« des unteren Blattes vertreten. Diese Zellen sind vom Ektoderm sowohl als von der mittleren Partie des unteren Blattes deutlich getrennt. — Auf dem nächsten Schnitte ist der Zusammenhang zwischen beiden Blättern noch immer vorhanden. Das untere Blatt ist in der Mitte auf eine dünne Lage von Zellen reduziert, seine seitlichen Partien sind dagegen etwas stärker entwickelt. Außerdem sind eine Menge blasiger Zellen regellos zwischen den Dotterzellen im Dotter verteilt. — Ein ähnliches Bild bietet der nächste Schnitt, nur haben hier die seitlichen Partien des unteren Blattes wieder an Masse zugenommen. — Einen Schnitt weiter hinten beginnt der Übergang der verbreiterten vorderen Partie des Keimstreifs in die dahinter gelegene schmalere Region. Auf diesen und den folgenden Schnitten sind die Keimblätter deutlich voneinander getrennt. Die beiden seitlichen Partien des unteren Blattes sind in der Mitte durch eine einschichtige Lage von Zellen verbunden (Textfig. 3). Hier zeigt also das untere Blatt bereits das Verhalten, welches für die mittlere Region des Embryo auf diesem Stadium charakteristisch ist: das untere Blatt ist hier im Begriff in der oben geschilderten Weise die Mediane zu verlassen und nach den Seiten vorzudringen. Auf den meisten von diesen Schnitten sieht man noch reichlich blasige Zellen, einzeln und in Gruppen, im Dotter liegen. Weiter hinten treten sie nur mehr vereinzelt und in geringer Anzahl auf. — In der mittleren Region



Textfig. 3.

des Embryo sind Ektoderm und unteres Blatt deutlich voneinander getrennt. Am Hinterende ist ihr Zusammenhang noch eine Strecke weit gewahrt. Der Zusammenhang wird hier nur mehr durch wenige mediane Zellen gebildet.

Da man, der allgemeinen Anschauung gemäß erwarten muß, daß sich das Mitteldarmepithel zuerst im Zusammenhang mit dem am inneren Ende des Stomodäums angehäuften Zellmaterial entwickeln wird, so dürfte es von Wichtigkeit sein, die Resultate zusammenzufassen, welche die eben beschriebene Schnittserie in bezug auf das Verhalten der beiden Blätter an dieser Stelle ergibt. Danach hat die Auflockerung im Zellmaterial des Gastrulakeiles weitere Fortschritte gemacht; in seinem hinteren Abschnitte hat sich der Gastrulakeil zum größten Teil in Zellengruppen und einzelne blasige Zellen aufgelöst, welche zwischen den Dotterzellen zerstreut liegen oder im Begriffe sind in den Dotter vorzudringen. Das Stomodäum aber ist ventral, dorsal und auf beiden Seiten von Zellen des unteren Blattes umgeben, nur an seinem inneren blinden Ende kommen einige median gelegene Ektodermzellen direkt mit dem Dotter in Berührung. An seiner Dorsalseite sind die Blätter auf der längsten Strecke getrennt, lateral dagegen, besonders deutlich in der Gegend des inneren Endes, besteht die feste Verwachsung zwischen Ektoderm und unterem Blatte fort, welche schon auf dem Stadium von 80 Stunden in der entsprechenden Region, nämlich am vorderen Teile des Gastrulakeiles, zu bemerken war. — Eigenartig erscheint der Übergang des unteren Blattes der vorderen Region in das der mittleren. Während in der Gegend des Stomodäums die seitlichen Partien des unteren Blattes im Vergleich mit der mittleren schwach entwickelt sind, nehmen sie, je weiter man sie nach hinten verfolgt, desto mehr an Masse zu und zwar auf Kosten der mittleren Partie, welche immer mehr abnimmt und schließlich nicht mehr als gesonderte Zellgruppe zu unterscheiden ist. — Wo die mittlere Partie an Masse überwiegt, hängt das untere Blatt noch mit dem Ektoderm zusammen. Weiter hinten, wo die seitlichen stärker entwickelt sind, ist dieser Zusammenhang verloren gegangen.

Ich will hier noch eine Erscheinung erwähnen, welche zwar an der soeben geschilderten Schnittserie fehlt, an zwei andern von wenig älteren Embryonen stammenden dagegen deutlich zu erkennen ist. Hier folgen nämlich im Verlaufe der vorderen Region, nach dem weiter vorn schon eine Reihe von Schnitten nach dem Typus von Textfig. 3 aufgetreten ist, wieder solche, auf denen in der Mitte

eine in den Dotter vorragende Masse von aufgelockertem blasigem Zellmaterial erscheint. In der Umgebung dieser Zellmasse sind blasige Zellen in beträchtlicher Anzahl im Dotter verteilt. Im einen Falle ist der Zusammenhang der mittleren Partie des unteren Blattes mit dem Ektoderm noch vorhanden, im andern sind die Blätter getrennt. Die beschriebene Stelle ist im ersten Falle von drei, im andern von sechs Schnitten zu je 10 μ getroffen; sie liegt in beiden Fällen nahe vor der vorderen Krümmung des Embryo, also auf der Strecke, wo früher die Bildung des unteren Blattes »vom Boden einer Rinne aus« stattfand. HEYMONS und LÉCAILLON (Chrysomeliden) haben bei ihren Objekten eine Bildung von Wanderzellen (»Blutzellen«) in der ganzen Länge des Embryo vorgefunden, SCHWARTZE gibt für *Lasiocampa* an, daß hier die Auswanderung »beschränkt ist auf diejenige Stelle des Embryo, an der sich die Ektodermrinne vorn zuletzt schließt,« auf die »vordere Mesodermanhäufung«. Bei *Endromis* kommt, dem Gesagten zufolge, auch an einer weiter hinten gelegenen Stelle eine Bildung und Ablösung von blasigen Zellen vor, so daß dieses Objekt zwischen den genannten Typen die Mitte hält, falls die Beobachtungen sämtlicher Autoren zutreffen.

Auf Querschnittserien durch Embryonen, welche einige Stunden älter sind als der zuletzt beschriebene, nimmt man in der vorderen Region folgende Veränderungen wahr: Die ganze Region nimmt weiter an Breite zu. Das Stomodäum plattet sich auffallend dorsoventral ab. Das Zellmaterial der hinteren Partie des Gastrulakeiles wird immer mehr aufgelockert und nimmt beständig an Masse ab. Blasige Zellen, einzeln und in Gruppen, treten immer weiter hinten im Dotter auf. Dabei bleibt der Zusammenhang zwischen den beiden Blättern auf den nächsten Schnitten hinter dem Stomodäum gewahrt und der hinteren Wandung des Stomodäums bleibt, besonders dicht an den Seiten, eine Masse blasiger Zellen angelagert. Schnitte durch das blinde innere Ende des Stomodäums ergeben wieder, wie bei dem Stadium von 88 Stunden, einen innigen Zusammenhang zwischen seinem Zellmaterial und den anliegenden Zellen des unteren Blattes, während die dem Stomodäum dorsal angelagerte Zellmasse stark aufgelockert ist. Reihen von Zellen ragen von ihr aus in den Dotter hinein, und blasige Zellen liegen in ihrer Nähe im Dotter zerstreut. — Häufig sieht man auf diesen Stadien Übergänge von Zellen des unteren Blattes zu Dotterzellen. Die meisten dieser Übergangszellen trifft man an der Grenze des seitlich dem Stomodäum anhaftenden Zellmaterials gegen den Dotter und im Dotter selbst an

Stellen, wo ihm blasige Zellen in größerer Anzahl eingelagert sind. Zwischen dem Zellmaterial, welches ursprünglich dem Gastrulakeil angehörte, und dem des Dotters besteht also ein inniger Zusammenhang. — Diese Erscheinung soll unten eingehend erörtert werden. — Von wesentlichen Veränderungen, welche sonst auf diesen Stadien, im Vergleich mit dem Embryo von 88 Stunden zu bemerken sind, erwähne ich das Auftreten von Extremitätenanlagen am Thorax und von Neuroblasten im Ektoderm. Am Hinterende ist noch immer eine schmale Übergangsstelle zwischen den Blättern vorhanden.

Der Embryo der Querschnittserie von Fig. 14 und Fig. 15, zu der ich nunmehr übergehe, hat das eben beschriebene Stadium der Organisation noch nicht überschritten, abgesehen von einigen wichtigen Veränderungen am Stomodäum. Auf allen Schnitten durch das Stomodäum fällt die bereits erwähnte dorso-ventrale Abplattung in allen seinen Teilen auf (vgl. Fig. 14). Die Zahl der Schnitte, welche das Stomodäum getroffen haben, ist mehr als doppelt so groß wie auf dem Stadium von 88 Stunden. Dieser Umstand ist nur zum Teil auf das Längenwachstum des Stomodäum zurückzuführen. Annähernd gleichaltrige Embryonen sind nämlich oft von ungleicher Größe. Der Embryo von 88 Stunden ist bedeutend kleiner als derjenige, von dem die hier beschriebene Serie stammt, und auch unter den weiter vorgeschrittenen Embryonen sind mehrere kleiner; auch diese älteren Embryonen haben ein kürzeres Stomodäum.

Auf den Schnitten, welche die Mündung des Stomodäums getroffen haben, läßt seine Wandung wieder deutlich zwei Schichten erkennen, von denen die innere, dunkler gefärbte in das Ektoderm, die äußere, an den Dotter grenzende, in das untere Blatt der benachbarten Teile des Keimstreifs übergeht. Die beiden Schichten sind, im Gegensatz zu dem Befunde auf dem Stadium von 88 Stunden, auf den vorderen Schnitten auch an den seitlichen Ecken des Stomodäums deutlich voneinander getrennt. — Auf den weiter hinten geführten Schnitten, welche die Mündung des Stomodäums nicht mehr getroffen haben, auf denen also das Stomodäum rings geschlossen ist, nimmt an seiner Dorsalseite das untere Blatt[1] immer mehr an Masse ab; auf den letzten Schnitten (Fig. 14) vor dem blinden Ende des Stomodäums wird seine dorsale Wandung so schmal,

[1] Ich habe in Fig. 14 und 15 nur eine Farbe angewandt, um den innigen Zusammenhang, der an manchen Stellen zwischen den Keimblättern besteht, möglichst naturgetreu wiederzugeben. Die seitwärts vom Stomodäum gelegenen Teile des Embryo sind auf Fig. 14 und 15 weggelassen.

daß die Zellen stellenweise in einer Reihe liegen; doch kommen überall, besonders nach den Seiten zu, blasige Zellen frei im Dotter oder im Zusammenhang mit der Stomodäumwandung vor. Man kann diese Reduktion des dorsalen Zellmaterials am Stomodäum wohl nicht auf das Längenwachstum des Stomodäumspaltes allein zurückführen, sondern muß gemäß den Befunden auf den vorher beschriebenen Stadien, die Annahme eines Zellverlustes durch Auswanderung herbeiziehen. — Ventral vom Stomodäum hat sich aus dem Zellmaterial des Gastrulakeiles eine gesonderte mittlere Gruppe (*sbs*) herausdifferenziert, welche auf den hinteren Schnitten den Zusammenhang mit dem Ektoderm des Stomodäums sowohl, als mit den mehr seitlich gelegenen Partien des unteren Blattes an den meisten Stellen verloren hat. Mit dem Ektoderm der Bauchwand dagegen hängt sie deutlich zusammen. An dieser Gruppe fällt die besondere Größe einiger Zellen auf. Manche darunter enthalten zwei oder mehrere Kerne. Bemerkenswert ist, daß diese Zellen Dottereinschlüsse enthalten: Es geht aus dieser Anlage der »Subösophagealkörper« hervor, dessen Zellen später dotterfrei sind. HEYMONS schreibt diesem Zellenkomplex exkretorische Funktion zu. SCHWARTZE hat ihn von *Lasiocampa* beschrieben. — Die seitlichen Zellen am Stomodäum laufen in eigentümliche, langgestreckte Fortsätze aus, welche sich der ektodermalen Bauchdecke dicht anschmiegen. An weiter vorn gelegenen Schnitten sind diese Zellen stellenweise gegen die Ektodermzellen der Stomodäumwinkel abgegrenzt; weiter hinten hängt an den Seiten des Stomodäums das ganze Zellenmaterial zusammen (Fig. 14).

Auf Schnitten, welche so weit hinten geführt sind, daß sie das Lumen des Stomodäums nicht mehr treffen (Fig. 15), findet man folgende Zellgruppen: Eine mittlere, nach wie vor mit dem Ektoderm zusammenhängende (*sbs*), welche die Fortsetzung des Subösophagealkörpers bildet, und zwei seitliche (*mda*), welche durch eine Zellenbrücke miteinander verbunden sind. Wenn man diese Schnitte mit dem letzten Schnitt, welcher den Stomodäumspalt getroffen hat (Fig. 14) zur Deckung bringt, so deckt die Zellenbrücke den mittleren Teil des Stomodäumspaltes, die seitlichen Zellengruppen (Fig. 15 *mda*) kommen auf die Winkel des Stomodäumspaltes und auf die seitlichen Zellpartien am Stomodäum (Fig. 14) zu liegen. Das gesamte Zellmaterial ist blasig und enthält reichlich Dottereinschlüsse. — Die Fig. 15 stellt den zweiten Schnitt hinter dem Abschlusse des Stomodäums vor. Die Sonderung der Gruppen ist hier besonders deutlich.

Zusammenhänge zwischen ihnen sind aber hier, wie auf allen Schnitten, auf denen diese Gruppen erscheinen, vorhanden. Die lateralen Partien (*mda*) liegen dem ventralen Ektoderm dicht an; sie heften sich mit ihren seitlichen Zellen förmlich an das Ektoderm, so daß man kaum eine Grenze erkennen kann. Je weiter man diese lateralen Partien nach hinten verfolgt, desto mehr nehmen sie an Masse ab. Auf dem vierten Schnitte hinter dem Abschlusse des Stomodäums sind noch seitliche Zellen von ihnen sichtbar, während die mittlere Zellbrücke auf dem dritten Schnitte hinter ihm zum letzten Male erscheint.

Man hat in der dem Stomodäumgrunde angelagerten Zellmasse die vordere Mitteldarmanlage vor sich. Ihre lateralen Zellgruppen (*mda*) sind die Anlagen zweier, nach hinten verlaufender Zellstreifen, der beiden vorderen Darmdrüsenblattstreifen. Auf Grund der zuletzt behandelten Querschnittserien von *Endromis*, welche einen beständigen Zusammenhang zwischen den Keimblättern an den Seitenpartien der hinteren Stomodäumwandung, sowie eine Anhäufung von blasigem, dem Gastrulakeil entstammenden Zellmaterial unmittelbar hinter dem Stomodäum aufwiesen, bin ich der Ansicht, daß die vordere Mitteldarmanlage aus dem unteren Blatte der vorderen Gastrulationsstrecke hervorgegangen ist, und zwar aus dem Gastrulakeil.

Weiter hinten haben sich die Verhältnisse im Vergleich mit den zuletzt besprochenen Stadien wenig verändert. Die mediane Zellpartie des unteren Blattes, in welche sich die Anlage des Subösophagealkörpers fortsetzt, nimmt nach hinten zu von Schnitt zu Schnitt an Masse ab, verliert ihren Zusammenhang mit dem Ektoderm und schwindet schließlich ganz. — Weiter hinten wird auf einer Reihe von Schnitten das untere Blatt an der Innenfläche des Keimstreifs nur von wenigen Zellen gebildet. Diese sind regellos verteilt und können nicht als Bestandteile von bestimmten Gruppen des unteren Blattes aufgefasst werden. Dann erst beginnt die Strecke mit dem Typus von Textfig. 3, mit der für die mittlere Region des Keimstreifs charakteristischen Anordnung des unteren Blattes. Auf der Übergangsstrecke von der vorderen in die mittlere Region hat sich also hier, im Gegensatz zu dem Befunde am Embryo von 88 Stunden eine Lücke im Verlaufe des unteren Blattes herausgebildet. Die Ursache dieser Erscheinung ist, meiner Ansicht nach, die fortgesetzte Loslösung von Zellen des unteren Blattes, welche in den Dotter ausgewandert sind.

In Fig. 16 und Fig. 17 sind zwei Schnitte abgebildet, welche das Vorderende eines Embryo annähernd sagittal getroffen haben. Das Alter des Embryo betrug etwa 96 Stunden. Seine Entwicklung steht ungefähr auf der gleichen Stufe wie die des Embryo der zuletzt beschriebenen Querschnittserie. Der Schnitt von Fig. 16 ist näher an der Mediane, der von Fig. 17 weiter seitlich geführt. Beide Schnitte haben das Stomodäum (*stom*) getroffen. An dieser Einstülpung läßt sich, wie bei den Querschnittserien, eine dicht gelagerte, dunkler gefärbte Schicht unterscheiden, welche vom Ektoderm aus eingestülpt ist, und eine lockerer gefügte, helle, welche in das untere Blatt der benachbarten Partien übergeht und von dem als Gastrulakeil bezeichneten Teil des unteren Blattes abstammt. Bei Fig. 16, also mehr der Medianebene genähert, ist das untere Blatt dem Stomodäum dorsal und ventral angelagert, bei Fig. 17 ist es auch an seinem blinden inneren Ende gut entwickelt. Im ersteren Falle grenzen also wieder einige Zellen des Ektoderms der hinteren Stomodäumwand direkt an den Dotter, wie das an der Querschnittserie der Fig. 12 zu bemerken war. In Fig. 16 sind die Blätter dorsal und ventral am Stomodäum eine Strecke weit deutlich voneinander getrennt, was ihrem Verhalten in der Mediane bei der zuletzt beschriebenen Querschnittserie entspricht; bei dem seitlichen Schnitt Fig. 17 dagegen ist ventral und am inneren Ende ein inniger Zusammenhang vorhanden. Die ektodermale Wand des Stomodäums geht hier in eine umfangreiche Gruppe von Zellen des unteren Blattes (*mda*) über. Ich deute diese Zellgruppe (*mda*) als einen Teil des einen von den beiden oben geschilderten »Mitteldarmstreifen«. Die Zellgruppe läßt sich, auf weiter seitlich geführten Schnitten, auf denen bald das Lumen des Stomodäums verschwindet, seitwärts bis an das ventrale Ektoderm verfolgen. Dort endigt sie mit einigen langgestreckten Zellen, wie es den bei der zuletzt beschriebenen Querschnittserie vorgefundenen Verhältnissen entspricht.

Auf beiden Figuren sind noch weitere Abkömmlinge des unteren Blattes zu bemerken, nämlich eine große Anzahl blasiger Zellen, deren Ablösung vom Gastrulakeil bereits besprochen worden ist. Der Vorgang der Ablösung ist durch Reihen von Zellen angedeutet, welche einerseits in den Dotter hineinragen, andrerseits mit dem blinden Ende des Stomodäums oder mit dem hinter dem Stomodäum gelegenen unteren Blatt zusammenhängen (vgl. auch Fig. 13). Andre liegen gruppenweise tiefer im Dotter.

Eine bereits mehrfach erwähnte wichtige Erscheinung möchte

ich hier näher besprechen, nämlich die Übergänge zwischen dem unteren Blatte des Stomodäums und den Dotterzellen in seiner Umgebung. Mit Hilfe stärkerer Vergrößerungen bemerkt man, daß alle Zellen, welche das Stomodäum umgeben, Dottereinschlüsse enthalten (vgl. Fig. 14 und 15). Die blasigen Zellen haben dabei den Vorzug vor den kompakten, und unter den ersteren sind diejenigen am reichlichsten mit Dotter versehen, welche am innigsten mit Dotterzellen in Berührung kommen, vor allem also die, welche vom Keimstreif losgelöst im Dotter liegen. Die Zellen erreichen dort mit der zunehmenden Anhäufung von Dotter in ihrem Plasma immer bedeutendere Größe. Einzelne von ihnen gleichen vollkommen den Übergangszellen zwischen Dotterzellen und Zellen des Keimstreifs, wie ich sie für frühere Stadien von *Zygaena* beschrieben habe. — Ein typisches Bild gibt Fig. 16 wieder. Vom unteren Blatte am inneren Ende des Stomodäums erstreckt sich hier eine Reihe blasiger Zellen in den Dotter einer Dotterzelle (*dz*) hinein. Im Inneren der Dotterzelle bemerkt man eine dichtgelagerte Gruppe von Zellen, in denen Kerne auf allen Übergangsstadien von runden, gleichmäßig dunkel gefärbten, wie man sie in den blasigen Zellen antrifft, bis zu typischen Dotterkernen mit scharf umgrenzten, unregelmäßig verteilten Chromatinstückchen.

Schon Tichomiroff hat bei Lepidopteren solche Übergangszellen im Inneren von Dotterzellen gefunden. Er spricht die Ansicht aus, daß sich in solchen Fällen Dotterzellen in darmbildende Zellen verwandeln. In dem Falle, den Fig. 16 veranschaulichen soll, handelt es sich, meiner Meinung nach, zum Teil um blasige Zellen, welche aus dem Keimstreif ausgewandert und in die Dotterzelle eingedrungen sind, um sich hier an der Verflüssigung des Dotters zu beteiligen. Daß dabei, eben mit Hilfe dieser Tätigkeit der blasigen Zellen, Kerne und Plasma aus der Dotterzelle frei werden, halte ich für höchstwahrscheinlich. Es läge das auch mehr in der Tendenz der Entwicklung, als die Annahme, daß die Kerne der blasigen Zellen zu »echten« Dotterkernen werden und schließlich degenerieren sollten, wie dies neuerdings für die gesamten Dotterkerne bei den Pterygoten angenommen wird. Bei der Schilderung der weiteren Entwicklung der Mitteldarmanlagen soll diese Frage näher erörtert werden.

Die weiteren Veränderungen im Verhalten der beiden Blätter in der vorderen Region bis zu der Zeit, in der die Anlagen des Darmdrüsenblattes mit denen des Darmfaserblattes in Verbindung treten, sind folgende: Die Mitteldarmstreifen wachsen, der Innenfläche der

Bauchdecke dicht anliegend, immer weiter nach hinten aus, während die mediane Zellschicht am inneren Ende des Stomodäums immer dünner wird. Schließlich grenzt das Stomodäum an seinem inneren Ende (»vordere Grenzlamelle« SCHWARTZES) mit einer einzigen dünnen Zellschicht an den Dotter.

Die seitlichen Teile des Stomodäums grenzen sich gegen das untere Blatt immer mehr ab. Die Trennung der Keimblätter schreitet von vorn nach hinten zu vor. Es bleibt schließlich nur an der Basis der Mitteldarmstreifen eine Stelle des Überganges zwischen Ektoderm und Entoderm bestehen. Ich habe diesen Übergang auf den spätesten Stadien, welche mir zu Gebote standen, noch gefunden.

Der beständige Zusammenhang zwischen Ektoderm und Entoderm an dieser Stelle ist wohl für SCHWARTZE ein Anlaß gewesen, die Mitteldarmstreifen von dem Ektoderm des Stomodäums herzuleiten. Dazu kommt der Umstand, daß bei *Lasiocampa*, nach SCHWARTZES Angaben, die Auswanderung der »Blutzellen« auf dem Stadium, auf dem sich das Stomodäum anlegt, bereits beendigt, die »vordere Mesodermanhäufung« (Gastrulakeil) abgeflacht ist. Der genetische Zusammenhang zwischen dem Gastrulakeil und der Mitteldarmanlage am blinden Ende des Stomodäums ist infolgedessen bei *Lasiocampa* schwerer zu erkennen als bei *Endromis*. —

Das untere Blatt nimmt in der hinter dem Stomodäum gelegenen Region allmählich wieder an Masse zu und breitet sich überall seitich aus. Ob dies durch Vorrücken des unteren Blattes von hinten her, oder lediglich durch starke Vermehrung der wenigen, vom Gastrulakeil herstammenden Zellen an Ort und Stelle geschieht, habe ich an den mir zu Gebote stehenden Stadien nicht genauer verfolgen können.

Die Zellen, aus welchen die Mitteldarmstreifen in der vorderen Region bestehen, werden allmählich kleiner und schließen sich dichter zusammen; ihr Dottergehalt nimmt bedeutend ab[1].

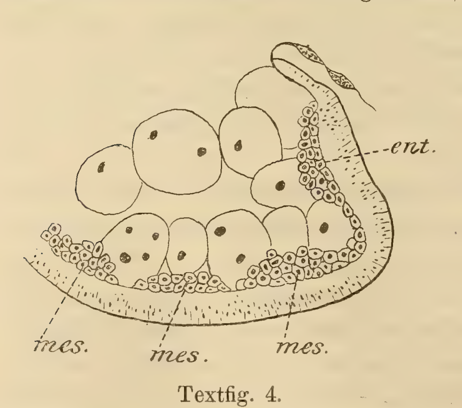
Über die Entwicklung der Mesodermstreifen, aus denen das Darmfaserblatt hervorgeht, herrschen keine wesentlichen Meinungsverschiedenheiten. Sie entstehen aus der dorsalen Wand der Ursegmente. Diese letzteren gelangen auf der Strecke, welche früher der Gastrulakeil eingenommen hat, nicht zur Ausbildung; daher reichen

[1] Bei *Zygaena* tragen die Mitteldarmstreifen, im Gegensatz zu *Endromis*, von Anfang an epithelialen Charakter. Dadurch wird die Beurteilung ihrer Herkunft bei diesem Objekte erschwert. Der gleiche Fall liegt, nach SCHWARTZES Abbildungen, bei *Lasiocampa* vor.

auch die Darmfaserblattstreifen nicht bis in diese Region hinein. Die Darmdrüsenblattstreifen müssen somit ein Stück weit nach hinten wachsen, bis sie die Darmfaserblattstreifen erreichen. Fig. 19, welche diese Verhältnisse veranschaulichen soll, gibt einen etwas schräg geführten Querschnitt durch die vordere Region eines Embryo wieder, der um einige Stunden älter ist, als der von Fig. 16 und 17. Man sieht hier die Mitteldarmstreifen (*mda*) zu beiden Seiten dem Ektoderm unmittelbar anliegen; in der Mitte wird das untere Blatt von blasigen Zellen gebildet, welche zerstreut an der Innenfläche des Ektoderms liegen. Es sind dies Zellen, welche nach Ablösung des größten Teiles des Gastrulakeiles an dieser Stelle übrig geblieben sind. Infolge der Ablenkung des Schnittes nach der Sagittalebene zu ist der — vom Beschauer aus — rechts gelegene Darmdrüsenblattstreifen etwas weiter hinten getroffen als der linke. Der rechte erscheint daher auch schwächer entwickelt. Der linke reicht mit einigen langgestreckten Zellen bis dicht an die median gelegenen blasigen Zellen heran. Ob die Mitteldarmstreifen von diesen Zellen aus einen Zuwachs erfahren, muß ich dahin gestellt lassen.

Bildung des Proktodäums und der hinteren Mitteldarmanlage.

Die Anlage des Proktodäums beginnt ungefähr 16 Stunden später als die des Stomodäums. Die bereits erwähnte Textfig. 4 (Medianschnitt) stammt aus einer Serie von Sagittalschnitten durch einen Embryo von etwa 96 Stunden. Auf der Figur ist nur die hintere Region wiedergegeben. Am Stomodäum sind in diesem Stadium die Mitteldarmstreifen schon angelegt (vgl. Figg. 16 und 17), am Hinterende hat sich die Trennung der Keimblätter erst vor kurzem vollzogen. Dieses Ende zeigt die oben erwähnte Einkrümmung nach innen. Das untere Blatt an der eingekrümmten Stelle steht mit dem der weiter nach vorn gelegenen Strecke des Keimstreifs in Verbindung und zeigt eine der oben beschriebenen segmentalen Anschwellungen (*ent*). — Der Hauptzweck der Abbildung besteht darin, zu zeigen, daß am Hinterende, im Gegensatz zu der Region, in der sich



Textfig. 4.

das Stomodäum bildet, die beiden Blätter vor dem Auftreten der Ektodermeinstülpung überall deutlich getrennt sind.

Die Sagittalschnitte Fig. 20 und Fig. 21 stammen von einem etwas älteren Embryo. Auf beiden ist wieder nur die hintere Region abgebildet. Der Schnitt Fig. 21 ist seitlich, der von Fig. 20 etwas weiter nach der Mitte zu geführt. Auf beiden hat sich am eingekrümmten Teil des Hinterendes eine umfangreiche Ektodermeinstülpung gebildet, das Proktodäum (*proct*). Auf dem mehr median geführten Schnitte Fig. 20 ist das Lumen des Proktodäums sichtbar, auf dem mehr seitlichen ist seine Wand flächenhaft getroffen. Auf Fig. 21 ist das untere Blatt weit stärker entwickelt als auf Fig. 20. Noch weiter nach der Mitte zu ist es auf eine dünne Lage von Zellen reduziert, die sogar stellenweise unterbrochen ist, so daß auch hier, wie beim Stomodäum, eine Anzahl median gelegener Ektodermzellen direkt an den Dotter grenzen. Diese Lücken im Verbande des unteren Blattes sind wohl die Ursache davon, daß eine genaue Scheidung zwischen dem Zellmaterial der beiden Blätter an solchen Stellen nicht immer möglich ist. Die dickere Lage des unteren Blattes auf den seitlichen Schnitten, die auf dem zuletzt beschriebenen Stadium nicht zu bemerken war, kommt sicherlich zum Teil auf Rechnung der mehr flächenhaften Richtung dieser Schnitte im Vergleich mit den median geführten. Diese Erscheinung hat aber meiner Meinung nach noch eine weitere Ursache: Es wurde bereits erwähnt, daß das untere Blatt nach der Trennung der Keimblätter von der Mediane nach den Seiten vordringt. Wenn eine solche Verlagerung am Proktodäum stattfindet, so wird auch hier auf den mittleren Schnitten vom unteren Blatt weniger zu sehen sein als auf den seitlichen.

Fig. 22 zeigt einen der Sagittalebene annähernd parallelen seitlichen Schnitt durch ein etwas älteres Proktodäum. Auch auf diesem Stadium sind die beiden Blätter am Proktodäum deutlich getrennt. Das untere Blatt ist im Vergleich mit dem des seitlichen Schnittes Fig. 21 ziemlich schwach entwickelt. Weiter medianwärts geführte Schnitte zeigen ähnliche Verhältnisse wie die Medianschnitte der zuletzt beschriebenen Schnittserie; auf weiter seitlich geführten nimmt man wahr, daß das untere Blatt an den Seiten des Proktodäums stark entwickelt ist, ein Verhalten, welches Querschnitte bestätigen.

Die gesamte Masse des unteren Blattes, welche auf Fig. 22 sichtbar ist, besteht aus zwei histologisch voneinander verschiedenen Zellengruppen: Eine von epithelialem Aussehen (*coel*), welche an die

ektodermale Bauchwand grenzt und den Winkel zwischen dieser und dem Proktodäum ausfüllt, und eine von mehr lockerem Gefüge, welche dem inneren Ende des Proktodäums angelagert ist. An der epithelialen Partie kann man drei Komplexe unterscheiden (*coel 1*, *2*, *3*), in deren jedem sich die Kerne in Reihen angeordnet haben, welche eine mittlere lichte Zone von größerem oder geringerem Umfang freilassen. Jeder dieser drei Zellkomplexe stellt die Anlage zu einem Cölomsäckchen dar. In der von Kernen freien Zone dieser Anlagen bilden sich später die Hohlräume der Cölomsäckchen aus. Die Cölomsäckchen reichen also nach hinten bis an das Proktodäum heran, im Gegensatz zu ihrem Verhalten in der vorderen Region, wo sie das Stomodäum nicht erreichen. — Die Zellpartie des unteren Blattes, von der an zweiter Stelle die Rede war, die dem inneren Proktodäumende angelagerte, aus lockeren Zellen bestehende Masse, ist ein Teil der hinteren Mitteldarmanlage. Auf dem hier abgebildeten Schnitte ist die Mitteldarmanlage auf der längsten Strecke gegen die Cölomsäckchen abgegrenzt; nur in der Richtung gegen den Winkel zwischen Proktodäum und Bauchwand zu geht sie in die benachbarte Partie des unteren Blattes über. Die wenigen Zellen, mit welchen die Mitteldarmanlage an die beiden mehr nach vorn gelegenen Cölome (*1*, *2*) grenzt, gehören dem einen der beiden Mitteldarmstreifen (*mda*) an. Dieser Mitteldarmstreifen ist von sieben Längsschnitten zu je 10 μ getroffen. Ich rechne die hintere Mitteldarmanlage zum unteren Blatte, da die Zellgruppe, aus welcher sie hervorgeht, schon vor der Entstehung des Proktodäums vom Ektoderm getrennt ist und in die benachbarten Partien des unteren Blattes übergeht.

Eine Serie von Frontalschnitten durch das Proktodäum (Fig. 23), welche von einem etwas älteren Embryo stammt, zeigt noch deutlicher, daß der Zusammenhang der hinteren Mitteldarmanlage mit dem unteren Blatte, welches das Proktodäum umgibt, auch nach der Differenzierung der Cölomsäckchen erhalten bleibt. Die Mitteldarmstreifen (*mda*) haben hier an Länge, im Vergleich zu denen auf Fig. 22 bedeutend zugenommen. Sie hängen am inneren Ende des Proktodäums median mit einer Zellmasse zusammen, welche vom angrenzenden Ektoderm getrennt ist, in das seitlich am Proktodäum gelegene untere Blatt dagegen übergeht und selbst histologisch den Charakter des unteren Blattes trägt. Die mediane Zellmasse ist ein Teil der hinteren Mitteldarmanlage. Das Verhalten zu den Keimblättern, welches sich aus der vorstehenden Abbildung für diesen Teil ergibt, wird durch die übrigen Schnitte der Serie für die ganze Mitteldarmanlage bestätigt.

Im Ektoderm des Proktodäums auf Fig. 22 ist eine rundliche Öffnung (*vmp*) sichtbar, ein Durchschnitt durch das Lumen des einen von den beiden Vasa Malpighi. Dieses Gefäß ist hier an seiner Ursprungsstelle aus dem Proktodäum getroffen. Am Embryo von Fig. 23 sind bereits zwei Paare Vasa Malpighi angelegt. Der Schnitt, welchen die Abbildung wiedergibt, hat ein Paar davon getroffen (*vmp*). Auf dem Durchschnitt erscheinen sie als zwei rundliche, deutlich vom Zellmaterial ihrer Umgebung getrennte Gruppen epithelialer Zellen an der Basis der Mitteldarmstreifen. Das links gelegene Gefäß zeigt ein Lumen; am rechts gelegenen ist keines sichtbar, da der Schnitt dieses Gefäß an seinem blinden Ende getroffen hat.

Weitere Entwicklung des Darmdrüsenblattes bis zur Begegnung der vorderen und hinteren Mitteldarmstreifen.

Wie ich bereits erwähnt habe, macht sich, zugleich mit dem Erscheinen der freien blasigen Zellen, in der vorderen Region des Embryo eine Veränderung in der Lagerung und Gestalt einzelner Dotterzellen bemerkbar. Während hier auf jüngeren Stadien in der Regel große unregelmäßig gestaltete Dotterzellen dicht aneinander und an den Keimstreif grenzten, nehmen vom Beginne der Auflockerung des unteren Blattes an solche von rundlicher Gestalt und meist geringerer Größe überhand. Zwischen diesen erscheinen weite Lücken, in welche sich mehr oder minder dotterhaltige blasige Zellen von verschiedener Größe einlagern. Auch im Innern der Dotterballen selbst findet man häufig blasige Zellen, deren Kerne in ihrer Struktur ursprünglichen Dotterkernen bisweilen nahe kommen.

Ich habe ferner erwähnt, daß sich die blasigen Zellen, welche vom Gastrulakeil herstammen, immer weiter nach hinten zu verbreiten. Fig. 24 soll über die Art und Weise dieser Verbreitung und über das Verhalten der blasigen Zellen zum Dotter orientieren, auf einem Stadium, auf dem ihre Auswanderung annähernd beendigt ist und auf dem die vorderen Mitteldarmstreifen eine kleine Strecke weit nach hinten ausgewachsen sind. Es handelt sich um einen Sagittalschnitt, der das Vorderende nahezu median getroffen hat und nach hinten zu etwas seitlich abweicht. Auf der Abbildung ist die vordere Hälfte des Schnittes wiedergegeben. Während präoral das untere Blatt reichlich vorhanden ist, ist es hinter dem Stomodäum (*stom*) infolge der oben beschriebenen Auswanderung der blasigen Zellen schwach entwickelt, abgesehen von einer Gruppe besonders großer Zellen, welche der ventralen Wand des Stomodäums

anliegen (*sbs*). Die Zellen gehören dem Subösophagealkörper an. Dieser Zellkomplex hat also hier den auf dem Stadium von Fig. 14 vorhandenen Kontakt mit der Bauchwand verloren und sich dafür dem Stomodäum dicht angeschmiegt. Von den losgelösten blasigen Zellen liegen einige nahe hinter dem inneren Ende des Stomodäums, andre in der mittleren Region des Dotters; die weitaus überwiegende Masse aber ist — wenn man einige größere Unterbrechungen nicht beachtet — in einem Bogen gelagert, welcher der Krümmung der Innenfläche des Keimstreifs nahezu konzentrisch ist. Dieses Verhalten der blasigen Zellen zur Innenfläche des Keimstreifs hängt damit zusammen, daß diese Zellen in eine erneute innige Beziehung zu ihr treten sollen, und zwar auf einer längeren Strecke als diejenige war, welche sie bei ihrer ursprünglichen Lagerung am Vorderende eingenommen hatten. Die meisten von den blasigen Zellen, welche in dem erwähnten Bogen angeordnet sind, liegen noch in der vorderen Region; in den Dotter, welchen die hintere Hälfte des Embryo umschließt, sind noch keine solchen Zellen vorgedrungen[1].

Die Zerklüftung, welche oben im Dotter in der Umgebung des Stomodäums bemerkbar war, hat auf diesem Stadium auf den größten Teil des Dotters übergegriffen. Dotterzellen, deren Dottermasse in Auflösung begriffen ist, trifft man am häufigsten an Stellen, wo besonders viele blasige Zellen vorhanden sind. Die Dotterzellen sind dann nicht mehr deutlich konturiert, Dotterplättchen und Dotterflüssigkeit sind zwischen die benachbarten blasigen Zellen eingedrungen (*ubg 1*); oft liegen auch hier wieder blasige Zellen im Innern der Dotterzellen. Zellen, welche zwischen blasigen und Dotterzellen in ihrem Aussehen die Mitte halten, findet man auch an Stellen, bis zu denen typische blasige Zellen noch nicht vorgedrungen sind (*ubg 2*). Ich folgere daraus, daß es sich in solchen Fällen um Dotterzellen handelt, welche

[1] Schon HATSCHEK hat diese »amöboiden« Zellen beobachtet. Er leitet sie von dem Gastrulakeil her, bezeichnet sie richtig als »Entodermzellen«, ohne indes auf ihre Beziehung zum Darmepithel hinzudeuten, und hebt ihre »Ähnlichkeit mit den später die ganze Leibeshöhle und das Herz erfüllenden Blutzellen« hervor. »Sie werden«, fügt er hinzu, »in größter Menge im vorderen Theil des Embryo . . . gefunden, nach hinten werden sie immer spärlicher, kommen aber noch, dem Keimstreifen entlang, bis in die Gegend des Hinterdarmes vor«.

SCHWARTZE rechnet die Wanderzellen irrtümlich zum Mesoderm und läßt aus ihnen lediglich Blutzellen werden. Wenn ich mich für ihre Teilnahme am Aufbau des Mitteldarmepithels ausspreche, so soll damit nicht geleugnet sein, daß ein Teil von ihnen zu Blutzellen werden kann; ich halte das, im Gegenteil, ihrem Aussehen nach für wahrscheinlich. — Die Stadien, deren man zur Entscheidung dieser Frage bedarf, standen mir nicht zur Verfügung.

unter Verlust ihres Dottergehaltes das Aussehen von blasigen Zellen annehmen.

Aus meinen Angaben über die Anlage des Proktodäums und der hinteren Mitteldarmstreifen geht hervor, daß am Hinterende keine Auswanderung einer größeren Anzahl von blasigen Zellen stattfindet; wohl aber trifft man vereinzelte blasige Zellen und Übergänge von solchen zu Dotterzellen in der Umgebung des Proktodäums (Fig. 22 *ubg*), bevor noch die Zellen, welche vom Gastrulakeil herstammen, sich bis in die hintere Region des Embryo verbreitet haben. Ich schließe daraus, daß auch am Hinterende eine Ablösung von Zellen aus dem Verbande des unteren Blattes, allerdings nur vereinzelt, vorkommt.

Die vorderen und hinteren Darmdrüsenblattstreifen wachsen auffallend langsam. Vom Auftreten der vorderen am Innenende des Stomodäums bis zu ihrer Begegnung mit den hinteren vergehen über 100 Stunden. Um diese Zeit sind die Mitteldarmstreifen in der mittleren Region des Embryo noch sehr dünn; auf Querschnitten sind meistens nur wenige ihrer Zellen getroffen, oft nur eine einzige. Mitosen sind zur Zeit des Erscheinens der Mitteldarmstreifen am Vorder- und Hinterende in ihren Zellen häufig zu beobachten; in der mittleren Region des Keimstreifs dagegen habe ich Teilungen in ihrem Zellmaterial niemals angetroffen. Dieser Umstand spricht dafür, daß die Zellen, welche das Mitteldarmepithel in der genannten Region bilden, nicht alle aus dem Zellmaterial der terminalen Mitteldarmanlagen hervorgegangen sein können; gegen diese letztere Auffassung über die Herkunft des gesamten Zellmaterials der Mitteldarmstreifen oder gar des ganzen Darmepithels ist ohnedies schon in der verhältnismäßig geringen Anzahl der Zellen, welche die terminalen Darmdrüsenblattanlagen bilden, ein Einwand gegeben.

Besonderes Interesse bietet in dieser Beziehung das Studium der histologischen Zusammensetzung der Mitteldarmstreifen in der mittleren Region des Embryo und ihres Verhaltens zu den im Dotter befindlichen Zellelementen. Fig. 25 stellt einen Querschnitt durch die mittlere Region eines Embryo vor, in dem sich die hinteren und die vorderen Mitteldarmstreifen nahezu erreicht haben. Sie liegen (*mda*) zu beiden Seiten den Anlagen des Darmfaserblattes (*dfb*) an. Im Innern des Embryo erblickt man die oben beschriebenen verschiedenartigen Zellelemente: Dotterzellen, blasige Zellen und Übergänge zwischen diesen beiden. Auch den Mitteldarmstreifen sind Zellen von verschiedenartigen Aussehen angelagert, welche miteinander

verglichen, Übergänge von den Zellen dieser Anlagen bis zu echten Dotterzellen bilden. Man könnte dem Bilde gemäß vermuten, entweder daß hier Mitteldarmzellen in Umwandlung zu Dotterzellen begriffen sind, oder daß sich Zellen aus dem Dotter den Mitteldarmstreifen anschließen. Die erste Annahme verliert wohl schon durch die eben angeführten Einwände jeder Berechtigung, die zweite gewinnt aus denselben Gründen an Wahrscheinlichkeit und wird außerdem noch durch folgende Beobachtungen gestützt: Erstens sind in den Dotterzellen, welche sich in der Nähe der Mitteldarmanlagen befinden, die oben erwähnten, allgemein als Amitosen gedeuteten Kernteilungsfiguren häufiger, als an anderen Stellen. — Auf früheren Stadien treten sie niemals in so großer Anzahl auf. Zweitens hat trotz dieser Teilungen die Zahl der echten Dotterkerne, im Vergleich mit früheren Stadien, merklich abgenommen. Einen Kernzerfall, auf den man diese Abnahme zurückführen könnte, habe ich, wie bereits gesagt, in den Dotterzellen nicht wahrnehmen können. Die dritte Beobachtung, welche ich für meine Anschauung von der Umwandlung von Zellen aus dem Dotter in darmbildende Zellen geltend machen möchte, ergibt sich, wenn man die Zahl und die histologische Beschaffenheit der Zellen, welche einen von den Mitteldarmstreifen zusammensetzen, auf mehreren, hintereinander geführten Querschnitten vergleicht. Dabei stellt sich heraus: 1) Die Mitteldarmstreifen verjüngen sich nicht gleichmäßig in der Richtung von ihrem terminalen Ursprung gegen die Mitte des Embryo zu, wie das bei einer Entwicklung ihres Zellmaterials lediglich aus der vorderen und hinteren Anlage heraus zu erwarten wäre. Es treten vielmehr in ihrem Verlaufe in der mittleren Region des Embryo unregelmäßig wechselnde An- und Abschwellungen auf, bisweilen sogar vollständige Unterbrechungen. So fand ich zum Beispiel an einem der beiden hinteren Mitteldarmstreifen, den ich auf Querschnitten in der Richtung von hinten nach vorn zu verfolgte, nachdem auf einem Schnitte in der mittleren Region nur mehr drei Zellen von ihm sichtbar waren, auf den weiteren Schnitten die folgende Anzahl:

2 Zellen,	0 Zellen,
2 -	3 -
1 -	3 -
0 -	1 -
1 -	1 -
1 -	0 -
1 -	

Damit war das vordere Ende des Mitteldarmstreifens erreicht. 2) Die histologische Beschaffenheit des gesamten auf den einzelnen Querschnitten durch die mittlere Region sichtbaren Zellmaterials der Mitteldarmstreifen ist an manchen Stellen von derjenigen der vorderen und hinteren Mitteldarmanlage durchaus verschieden. Diese Verschiedenheit ist um so bedeutender, je weniger Zellen von den Mitteldarmstreifen auf einem Querschnitte sichtbar sind. Die Zellen, aus denen die vordere und die hintere Mitteldarmanlage bestehen, tragen seit der Sonderung dieser Anlagen aus dem Verbande des unteren Blattes histologisch einen gleichartigen Charakter; in der mittleren Region dagegen wechseln im Zellenmaterial der Darmepithelstreifen kleine darmbildende Zellen (*mda* der Fig. 25) mit blasigen Zellen von verschiedener Größe ab. — Wo Unterbrechungen im Verlaufe der Darmepithelstreifen eintreten, sind den Darmfaserblattstreifen Dotterzellen von verschiedenem Umfange dicht angeschmiegt. Auf einem Querschnitte der vorstehenden Tabelle z. B., für den ich keine (0) Mitteldarmzellen angegeben habe, liegt an der genannten Stelle eine typische große Dotterzelle, deren Kern die Lage dicht am Rande des splanchnischen Streifens einnimmt, in welcher auf dem vorhergehenden und dem folgenden Schnitte kleine darmbildende Zellen angetroffen werden. Dieses Verhalten, welches ich mehrfach beobachtet habe, scheint mir besonders deutlich auf eine Umwandlung von echten Dotterzellen in Zellen des Mitteldarmepithels hinzuweisen.

Aus den angeführten Gründen bin ich der Ansicht, daß ein Teil des Zellmaterials, welches den Mitteldarm bildet, aus den im Dotter angehäuften Zellelementen hervorgeht, höchst wahrscheinlich sowohl aus blasigen Zellen, welche ursprünglich der vorderen Anhäufung des unteren Blattes angehörten, als aus echten Dotterzellen.

Die Umwachsung des Dotters durch die Mitteldarmstreifen habe ich bei *Endromis* nicht verfolgen können, da mir die nötigen Stadien nicht zu Gebote standen. Ich hoffe diese Lücke in einer Fortsetzung dieser Arbeit ausfüllen zu können. Es soll dabei wieder besonders das Verhalten der Dotterzellen zum Darmepithel berücksichtigt werden. Daß aus den geschilderten Zellstreifen tatsächlich das Darmepithel hervorgeht, davon habe ich mich an Präparaten von *Zygaena* und von *Sphinx pinastri* überzeugen können. Der Darm kommt hier entsprechend der allgemein verbreiteten Anschauung zuerst ventral, dann dorsal zum Verschluß.

Zusammenfassung.

Die Anschauungen, welche ich auf Grund vorliegender Studien über die Entstehung des Darmdrüsenblattes gewonnen habe, lassen sich dahin zusammenfassen:

1) Die vordere und die hintere Darmdrüsenblattanlage gehen aus Teilen des unteren Blattes hervor, welche bei der Einstülpung des Stomodäums und Proktodäums mit den blinden Enden dieser Darmteile in die Tiefe geschoben werden.

2) Die vordere Mitteldarmanlage differenziert sich aus einer durch einen Gastrulationsprozeß ohne Bildung einer Gastrularinne entstandenen Anhäufung des unteren Blattes in der vorderen Region des Embryo (Gastrulakeil).

3) Der größere Teil dieser Anhäufung löst sich in Gestalt dotterreicher, blasiger Zellen aus dem Verbande des unteren Blattes los und wandert in den Dotter aus. Diese blasigen Zellen beteiligen sich an der Resorption des Dotters. Schon vor ihrer Auswanderung bemerkt man Zellen, welche zwischen ihnen und ursprünglichen Dotterzellen die Mitte halten und vermutlich diesen beiden Zellarten ihren Ursprung verdanken. Später findet man in dem im Innern des Embryo gelegenen Dotter Dotterzellen, blasige Zellen und Übergänge zwischen diesen beiden Zellarten gemischt.

Die Darmdrüsenblattstreifen werden durch Zellen aus dieser Dottermasse verstärkt. Daran beteiligen sich höchst wahrscheinlich ursprüngliche Dotterzellen und Zellen, welche dem Gastrulakeil entstammen.

4) Eine frühzeitige strenge Trennung von Entoderm und Mesoderm läßt sich bei *Endromis* nicht durchführen. — Das untere Blatt der mittleren Region liefert zum weitaus größten Teil Material für das Mesoderm; in der Region des Gastrulakeiles wird vorwiegend Entoderm gebildet; das Massenverhältnis der beiden Blätter am Hinterende konnte ich nicht mit Sicherheit abschätzen.

Wo beide Blätter nebeneinander auftreten, sind sie in der bekannten charakteristischen Weise gelagert: Das Entoderm in der Mitte, das Mesoderm zu beiden Seiten. Eine Divertikelbildung kommt im unteren Blatte weder am Vorder- noch am Hinderende vor. Ich erblicke darin ein abgeleitetes Verhalten.

5) Im Verhalten des Entoderms zum Ektoderm macht sich ein Gegensatz zwischen vorderem und hinteren Ende geltend. Während am Hinterende Ektoderm und Entoderm frühzeitig getrennt sind,

bleibt am Vorderende der Zusammenhang zwischen diesen Blättern vom Beginn der Gastrulation an bis zur vorgeschrittenen Mitteldarmentwicklung bestehen, wenn er auch zuletzt auf eine verhältnismäßig kleine Strecke am innern Ende des Stomodäums beschränkt ist.

Mit theoretischen Erörterungen über die vorstehenden Ergebnisse will ich bis zur Beendigung weiterer Studien zur Entodermfrage zurückhalten.

Zum Schlusse möchte ich nicht versäumen Herrn Professor Dr. R. Hertwig für seine liebenswürdige Unterstützung bei der vorliegenden Arbeit meinen aufrichtigen Dank auszusprechen.

München, im September 1903.

Literaturverzeichnis.

Balfour, Handbuch der vergleichenden Embryologie. Übers. von Dr. B. Vetter. Jena 1880.

Bobretzky, Über die Bildung des Blastoderms und der Keimblätter bei Insekten. Diese Zeitschr. Bd. XXXI. 1878.

Bütschli, Zur Entwicklungsgeschichte der Biene. Diese Zeitschr. Bd. XX. 1870.

Bütschli, Bemerkungen über die Entwicklungsgeschichte von Musca. Morph. Jahrb. Bd. XIV. 1888.

Carrière u. Bürger, Die Entwicklungsgeschichte der Mauerbiene (Chalicodoma muraria Fabr.) im Ei. Nova Acta. Abh. Kais. Leop.-Carol. Bd. LXIX. 1897.

Deegener, Entwicklung der Mundwerkzeuge und des Darmkanals von Hydrophilus. Diese Zeitschr. Bd. LXVIII. 1900.

Doflein, Die Eibildung bei Tubularia. Diese Zeitschr. Bd. LXII. 1896.

Dohrn, Notizen zur Kenntnis der Insektenentwicklung. Diese Zeitschr. Bd. XXVI. 1876.

Escherich, Über die Bildung der Keimblätter bei den Musciden. Nova Acta Abh. der Kais. Leop.-Carol. Bd. LXXVII. 1900.

Flemming, Über Teilung und die Kernformen bei Leukocyten usw. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXV. 1891.

Graber, Vergleichende Studien am Keimstreif der Insekten. Denkschr. Akad. Wiss. Wien. Bd. LVII. 1890.

Grassi, Intorno allo sviluppo delle api nell' uovo. Atti Accad. Gioenia Scienz. Nat. Catania. Vol. XVIII. 1884.

Hatschek, Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Lepidopteren. Jen. Zeitschr. f. Naturwiss. Bd. XI. 1877.

Heider, Die Embryonalentwicklung von Hydrophilus piceus L. Jena 1889.

Heider, Ist die Keimblätterlehre erschüttert? Zool. Centralbl. 1897.

HEIDER, Discussion zu »K. ESCHERICH, Über die Keimblätterbildung bei den Musciden«. Verhandl. Deutsch. Zool. Gesellsch. 1900.

O. u. R. HERTWIG, Die Cölomtheorie. Jena 1881.

HEYMONS, Die Embryonalentwicklung von Dermapteren und Orthopteren unter besonderer Berücksichtigung der Keimblätterbildung. Jena 1895.

HEYMONS, Grundzüge der Entwicklung und des Körperbaues von Odonaten und Ephemeriden. Abhandl. Akad. d. Wiss. Berlin. Anhang 1896.

HEYMONS, Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Lepisma saccharina L. Diese Zeitschr. Bd. LXII. 1897.

KOROTNEFF, Die Embryologie der Gryllotalpa. Diese Zeitschr. Bd. XLI. 1888.

KORSCHELT u. HEIDER, Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte der wirbellosen Thiere. Specieller Theil. 2. Heft. Jena 1892.

KOWALEVSKY, Embryologische Studien an Würmern und Arthropoden. Mém. Acad. St. Pétersbourg. Bd. XVI. 1871.

KOWALEVSKY, Zur embryonalen Entwicklung der Musciden. Biol. Centralbl. Bd. VI. 1886.

LÉCAILLON, Recherches sur l'œuf et sur le développement embryonnaire de quelques Chrysomélides. Paris 1898.

PATTEN, The Development of Phryganids with a preliminary note on the Development of Blatta germanica. Quart. Journ. Micr. Sc. Vol. XXIV. 1884.

RABITO, Sull' origine dell' intestino medio nella Mantis religiosa. Palermo 1898.

SCHWARTZE, Zur Kenntnis der Darmentwicklung bei Lepidopteren. Diese Zeitschr. Bd. LXVI. 1899.

TICHOMIROFF, Über die Entwicklungsgeschichte des Seidenwurms. Zool. Anz. Bd. II. 1879.

TICHOMIROFF, Zur Entwicklungsgeschichte von Bombyx mori. Arb. Labor. Zool. Mus. Moskau 1882. (Russisch.)

VOELTZKOW, Entwicklung im Ei von Musca vomitoria. Arb. Zool.-Zoot. Inst. Würzburg. Bd. IX. 1889.

VOELTZKOW, Melolontha vulgaris. Ein Beitrag zur Entwicklung im Ei bei Insekten. Arb. Zool.-Zoot. Inst. Würzburg. Bd. IX. 1889.

WILL, Zur Bildung des Eies und des Blastoderms bei den viviparen Aphiden. Arb. Zool.-Zoot. Inst. Würzburg. Bd. VI. 1883.

WILL, Entwicklungsgeschichte der viviparen Aphiden. Zool. Jahrb. Anat. u. Ontog. Bd. III. 1888.

WITLACZIL, Entwicklungsgeschichte der Aphiden. Diese Zeitschr. Bd. XL.

H. E. ZIEGLER, Die biologische Bedeutung der Amitose im Tierreich. Biol. Centralbl. Bd. XI. 1891.

Erklärung der Abbildungen.

Zeichenerklärung:

am, Amnion;
bl, Blastoderm;
bm, Bauchmark;
coel, Cölom;
dfb, Darmfaserblatt;
dz, Dotterzellen;
ekt, Ektoderm;
ent, Entoderm;
kfl, Kopflappen;
mda, Anlage der Darmepithelstreifen;

mes, Mesoderm;
mub, unteres Blatt in der mittleren Region des Embryo;
proct, Proktodäum;
sbs, Subösophagealkörper;
ser, Serosa;
stom, Stomodäum;
tr, Tracheenanlage;
ub, unteres Blatt;
ubg, Übergangszelle; von Zellen des Keimstreifs oder von Wanderzellen zu typischen Dotterzellen;
vmp, Vas Malpighii;
vub, unteres Blatt der vorderen Region des Embryo;
x, Stelle, an der das untere Blatt von Anfang an schwach entwickelt ist.

Tafel XII und XIII.

Die Figuren sind mit Hilfe der ABBEschen Camera (ZEISS) gezeichnet. Das Ektoderm ist dunkel, das untere Blatt hell angegeben, entsprechend der Färbung der beiden Keimblätter auf den Präparaten.

Fig. 1—4 beziehen sich auf *Zygaena*, die übrigen auf *Endromis versicolora* L.

Fig. 1. Furchungsstadium von *Zygaena*. Beginn der Differenzierung von Blastoderm- und Dotterkernen. Am Rande ein deutliches Blastem. Vergr. LEITZ Obj. III, Ok. 3.

Fig. 2. Sagittalschnitt durch ein etwa 60 Stunden altes Ei von *Zygaena*. Der Dotter ist gefurcht. Übergänge (*ubg*) von Dotterzellen zu Zellen des Keimstreifs sind sichtbar. Vergr. LEITZ, Obj. III, Ok. 3.

Fig. 3. Die Kerne einer Dotterzelle von *Zygaena*. Vergr. LEITZ, homog. Ölimmersion 1/12, Ok. 4.

Fig. 4. Eine Stelle mit Übergangszellen vom Keimstreif zu den Dotterzellen. Vergr. LEITZ, homog. Ölimmersion 1/12, Ok. 1.

Fig. 5. Zwei Dotterkerne von *Endromis*, welche vermutlich kurz vor der Konservierung aus einer Teilung (Amitose?) hervorgegangen sind. Vergr. LEITZ, homog. Ölimmers. 1/12, Ok. 4.

Fig. 6. Sagittalschnitt durch die vordere Hälfte eines etwa 64 Stunden alten Embryo von *Endromis*. Die Bildung des unteren Blattes (*vub* und *mub*) hat begonnen. *x* bezeichnet die Stelle, an der das untere Blatt von Anfang an schwächer entwickelt ist. Vergr. LEITZ, Obj. III, Ok. 2.

Fig. 7, 8, 9. Querschnitte durch einen Embryo von 80 Stunden. Die Schnitte haben die Region der Anhäufung des unteren Blattes am Vorderende, den »Gastrulakeil«, getroffen. Schnitt 7 und 8 sind durch die Anlage des Stomodäums (*stom*) geführt, welche auf diesem Stadium erst durch eine Gruppe gegen das untere Blatt (*ub*) vorragender Ektodermzellen angedeutet ist. Die Keimblätter hängen hier zusammen. — Der Schnitt Fig. 9 ist weiter hinten geführt. Die Keimblätter sind hier getrennt. Vergr. LEITZ; Obj. V, Ok. 0.

Fig. 10—13. Querschnitte durch die gleiche Region von einem Embryo von ungefähr 88 Stunden. Die Schnitte Fig. 10—12 haben das Stomodäum (*stom*) getroffen. An den seitlichen Winkeln und am blinden Ende (Fig. 12) des Stomodäum hängen die Keimblätter zusammen, an seiner dorsalen Wand sind sie getrennt. — In Fig. 13 ist der zweite Schnitt hinter dem Stomodäum abgebildet. Die Auswanderung der Entodermzellen (*ent*) in den Dotter hat hier begonnen. Vergr. LEITZ, Obj. V, Ok. 0.

Fig. 14 u. 15. Querschnitte durch die gleiche Region von einem etwas älteren Embryo. Der Schnitt von Fig. 14 hat das Lumen des Stomodäums getroffen. Der von Fig. 15 ist 20 μ weiter hinten geführt; er zeigt die Anlagen der beiden Darmepithelstreifen (*mda*), welche aus dem Entoderm des Gastrula-

keiles hervorgegangen sind. Aus dem Entoderm ist außerdem der Subösophagealkörper (*sbs*) entstanden. Vergr. Leitz, Obj. VII, Ok. 1. Um $^1/_3$ verkleinert.

Fig. 16 u. 17. Sagittalschnitte durch das Vorderende von einem etwa gleichaltrigen Embryo. Schnitt Fig. 16 nahe der Mediane, Fig. 17 weiter seitlich geführt. Beide haben das Stomodäum getroffen. Fig. 16 zeigt Übergänge von entodermalen Wanderzellen zu Dotterzellen (*dz*). Auf Fig. 17 ist die Anlage des einen von den beiden Darmepithelstreifen (*mda*) getroffen. Beide Figuren veranschaulichen die Auswanderung von Entodermzellen in den Dotter. Vergr. Leitz, Obj. V, Ok. 0.

Fig. 18. Eine Wanderzelle bei stärkerer Vergrößerung. Der Kern ist von regelmäßig rundlicher Form. Im Plasma sind reichlich Dottereinschlüsse enthalten. Vergr. Leitz, homog. Ölimmers. 1/12, Ok. 4.

Fig. 19. Querschnitt durch die vordere Region an einer Stelle, an der der größte Teil des unteren Blattes durch Auswanderung von Zellen verloren gegangen ist. In *mda* sind die beiden vorderen Darmepithelstreifen getroffen. Vergr. Leitz, Obj. V, Ok. 0.

Fig. 20 u. 21. Sagittalschnitte durch das Proktodäum. Fig. 20 mehr median, Fig. 21 mehr lateral. Auf beiden Figuren sind Ektoderm und unteres Blatt deutlich getrennt. Vergr. Leitz, Obj. 5, Ok. 0.

Fig. 22. Seitlicher Sagittalschnitt durch das Proktodäum eines älteren Embryo. In *coel* sind die Anlagen von drei Cölomsäckchen, in *mda* ist einer der beiden hinteren Darmepithelstreifen getroffen. Die Öffnung *vmp* ist der Durchschnitt durch die Ansatzstelle eines Vas Malpighii. Vergr. Leitz, Obj. V, Ok. 0.

Fig. 23. Frontalschnitt durch das Proktodäum eines noch älteren Embryo. Die Darmepithelstreifen hängen an ihrer Basis mit dem Mesoderm der Umgebung zusammen und sind vom Ektoderm des Proktodäum deutlich getrennt. Vergr. Leitz, Obj. V, Ok. 0.

Fig. 24. Sagittalschnitt durch die vordere Hälfte eines Embryo vom Alter des Embryo der Fig. 22. Zeigt die Art der Verteilung der Wanderzellen in einem der Innenfläche des Keimstreifs konzentrischen Bogen. Verschiedenartige Übergänge zwischen Wanderzellen und Dotterzellen (ubg_1 und ubg_2). Vergr. Leitz, Obj. III, Ok. 3.

Fig. 25. Querschnitt durch die mittlere Region eines weiter entwickelten Embryo. An den Anlagen des Darmfaserblattes (*dfb*) haften die Zellen der in Bildung begriffenen Darmepithelstreifen (*mda*). Den letzteren schließen sich blasige Wanderzellen an. Im Dotter sind alle Übergänge von Dotterzellen bis zu kleinen blasigen Zellen sichtbar. Die Figur soll die Umwandlung von Zellelementen des Dotters in Zellen der Darmepithelstreifen veranschaulichen. — In *tr* sind zwei Tracheenanlagen, in *bm* die Anlagen des Bauchmarks getroffen. Vergr. Leitz, Obj. V, Oc. 3.

Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Turbellarien.

I. Die Entwicklung der Rhabdocölen und Alloiocölen.

Von

Dr. Ernst Bresslau,

Privatdozent an der Universität Straßburg.

(Aus dem zoologischen Institut der Universität Straßburg.)

Mit Tafel XIV—XX und drei Figuren im Text.

Einleitung.

Als ich im Frühjahr 1898 die Untersuchungen begann, deren Ergebnisse ich hiermit der Öffentlichkeit vorlege, existierten in der Literatur über die Entwicklungsgeschichte der rhabdocölen Turbellarien außer einzelnen verstreuten und wenig sagenden Angaben älterer Autoren nur kurze Mitteilungen von HALLEZ (1879), die, so unvollständig sie auch waren, dennoch zu ergeben schienen, daß hier »trotz der Anwesenheit der Dotterzellen die Entwicklung in ähnlicher Weise verläuft wie bei den Polycladen«[1]. Da andrerseits die Rhabdocöliden nach ihren anatomischen Bauverhältnissen unzweifelhaft innige Beziehungen zu den durch ihre im höchsten Maße eigenartigen Entwicklungsverhältnisse ausgezeichneten Tricladen aufweisen, so war zu hoffen, daß eine erneute, eingehende Bearbeitung ihrer Ontogenie unmittelbar zu wichtigen Aufschlüssen über die Phylogenie des ganzen Turbellarienstammes führen würde.

Meine Untersuchungen haben indessen, wie ich bereits vor $4\frac{1}{2}$ Jahren in einer kurzen vorläufigen Mitteilung (1899) gezeigt habe, als erstes Resultat ergeben, daß sämtliche Angaben von HALLEZ, soweit sie die Entwicklung der Rhabdocölen des süßen Wassers betreffen, vollständig irrig sind, daß hier vielmehr ganz andre, höchst eigentümliche ontogenetische Verhältnisse vorliegen, die ohne

[1] Zitiert nach KORSCHELT-HEIDERS Lehrbuch der vergleichenden Entwicklungsgeschichte. Jena 1890. S. 114.

weiteres keinerlei Verknüpfung mit den von den Polycladen oder Tricladen her bekannten Entwicklungsvorgängen zulassen, sondern, anstatt die erhofften phylogenetischen Aufklärungen zu liefern, durch ihre Eigenart selbst dem Verständnis große Schwierigkeiten bereiten. Da es mein Wunsch sein mußte, wenigstens den Versuch zu machen, dieser Schwierigkeiten Herr zu werden, beschloß ich mit der definitiven Veröffentlichung meiner Ergebnisse so lange zu warten, bis ich auch die Entwicklung verwandter Formen, so der Tricladen und vor allem der Acölen und Alloiocölen[1], aus eigner Anschauung kennen gelernt hätte. So kommt es, da nebenher auch noch andre Untersuchungen meine Zeit in Anspruch nahmen, daß das Erscheinen dieser Arbeit sich bis jetzt verzögert hat.

Allerdings bin ich mir wohl bewußt, von einer Lösung der Probleme, die die Entwicklung der Rhabdocöliden oder gar erst die Stammesgeschichte der Turbellarien darbietet, auch jetzt noch weit entfernt zu sein. Andrerseits aber glaube ich, mit der ausführlichen Darstellung meiner Ergebnisse, soweit sie bis jetzt vorliegen, nicht noch länger zurückhalten zu dürfen, da es völlig ungewiß erscheint, wann und ob die Untersuchungen, die ich an einer Reihe bestimmter Turbellarienformen noch vorzunehmen gedenke, den erhofften theoretischen Abschluß bringen werden.

Von den Tricladen, über deren Entwicklung ich hier zunächst nicht zu berichten beabsichtige, abgesehen, erstrecken sich meine Untersuchungen bis jetzt nur erst auf verhältnismäßig wenige Formen der Rhabdocöliden, die allerdings alle drei Unterordnungen derselben repräsentieren: von den Acölen diente die Helgoländer *Convoluta paradoxa* Oerst., von den Rhabdocölen eine Anzahl zur Familie der Mesostomiden gehöriger Süßwasserformen, von den Alloiocölen das bei Neapel ungemein häufige *Plagiostomum girardi* (O. Schm.) als Untersuchungsobjekt. Was die Rhabdocölen betrifft, so habe ich die Entwicklung der Süßwasserformen seit der Publikation meiner vorläufigen Mitteilung nochmals einer gründlichen Bearbeitung unterzogen und vor allem die damals noch vorhandenen zahlreichen Lücken in der Beobachtung soweit als möglich auszufüllen gesucht. Leider gelang es mir bis jetzt nicht, von marinen Vertretern dieser Unterordnung zu entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen brauchbares Material zu erhalten, trotzdem ich mich verschiedentlich darum bemüht habe. Besonders bedauere ich es, daß mir die Individuen des

[1] Nach dem von v. Graff (1882) aufgestellten System enthält die Ordnung der *Rhabdocoelida* die drei Subordines der *Acoela*, *Rhabdocoela* und *Alloiocoela*.

marinen *Paramesostomum neapolitanum* (v. Graff), die ich zwar nicht in Neapel — wo ich es vergeblich gesucht habe —, wohl aber dank den durch freundliche briefliche Mitteilungen ergänzten Angaben von Attems (1896) in Helgoland erbeutete, niemals Eier geliefert haben.

In der vorliegenden Arbeit sollen zunächst nur die Beobachtungen über die Entwicklung der Rhabdocölen und Alloiocölen, sowie in einem dritten Teile die unmittelbar daraus sich ergebenden theoretischen Schlußfolgerungen behandelt werden. Die Darstellung der Acölenentwicklung dagegen soll, da ich meine Befunde in einigen Punkten nochmals einer Nachprüfung unterziehen möchte, einer zweiten, besonderen Abhandlung zum Gegenstand dienen, die ich indessen gleichfalls binnen kurzem in Druck geben zu können hoffe.

Meinen hochverehrten Lehrer und Chef, Herrn Prof. Goette, der die Arbeit angeregt und ihre Ausführung mehr denn 5 Jahre hindurch mit ebensoviel Geduld wie Anteilnahme verfolgt hat, bitte ich den Ausdruck meines aufrichtigsten Dankes entgegenzunehmen.

I. Teil.

Die Entwicklung der Rhabdocölen.

Untersuchte Arten und ihre Eier.

Die Mehrzahl der bei Straßburg vorkommenden zahlreichen Arten von Süßwasserrhabdocölen besitzt außerordentlich kleine und obendrein meist auch noch mit überaus harten Schalen ausgestattete Eier, die zu entwicklungsgeschichtlichen Untersuchungen so gut wie vollständig ungeeignet sind. Infolgedessen beschränkte ich mich auf folgende vier Species aus der Familie der Mesostomiden, die durch ihre Körpergröße und dementsprechend auch durch die Größe ihrer Eier weit vor allen andern Formen hervorragen, und zwar sind dies:

Mesostomum ehrenbergi O. Schm.
Mesostomum productum (O. Schm.)
Mesostomum lingua O. Schm.
Bothromesostomum personatum (O. Schm.).

Von diesen vier Arten haben die beiden zuletztgenannten weitaus die größte Verbreitung, da sie während der ganzen wärmeren Jahreszeit in den meisten der zahlreichen Teiche, Tümpel und Gräben der Umgebung Straßburgs in großen Mengen anzutreffen sind. *Mesostomum productum* ist in seinem Vorkommen auf die kürzere Spanne von

Ende Mai bis Mitte Juli beschränkt. *Mesostomum ehrenbergi* endlich findet sich an den meisten Stellen nur vereinzelt, so daß ich in der ersten Zeit meiner Untersuchungen nur weniger Exemplare habhaft werden konnte. Erst in den letzten Jahren entdeckte ich einige Tümpel im Rheinwalde, in denen diese schönen Tiere in so großer Zahl vorkommen, daß es — von der Mückenplage abgesehen — ein leichtes ist, an warmen Tagen binnen weniger Stunden viele Hunderte von ihnen zu erbeuten. Alle vier Arten befinden sich fast während der ganzen Zeit ihres Vorkommens in regster Geschlechtstätigkeit und liefern daher stets reichliches Untersuchungsmaterial.

Die Eier der Mesostomiden sind, wie bei den meisten Rhabdocölen, zusammengesetzte Bildungen, insofern das zu ihrer Entwicklung notwendige Dottermaterial nicht direkt innerhalb der Keimzelle aufgespeichert, sondern dieser in Gestalt besonderer, von separaten Organen, den Dotterstöcken, erzeugter Dotterzellen beigegeben ist. Das Ei setzt sich hier somit aus der Keimzelle und den Dotterzellen zusammen, die von einer gemeinsamen, vom Uterus des Muttertieres gelieferten Schale umschlossen werden. Es ist verschiedentlich vorgeschlagen worden[1], diese zusammengesetzten Eier zum Unterschiede von den nur aus der einfachen Eizelle bestehenden Eiern der meisten andern Metazoen als Kokons zu bezeichnen. Es erscheint mir jedoch besser, bei den Turbellarien diese Bezeichnung ausschließlich auf die Eibildungen anzuwenden, die mehrere, auch wirklich zur Entwicklung gelangende Keimzellen enthalten, wie dies z. B. unter den Alloiocölen bei *Plagiostomum girardi* (s. Teil II) der Fall ist.

Die Zusammensetzung der Eier aus Keimzelle und Dotterzellen ist aber nicht ihre einzige Eigentümlichkeit. Wichtiger erscheint vielmehr noch der Umstand, daß die Eier bei allen vier von mir untersuchten Arten und noch bei einer kleinen Anzahl andrer Mesostomiden nacheinander in zwei verschiedenen Formen auftreten, die man als Sommer- und Wintereier oder auch als Subitan- und Dauereier zu bezeichnen pflegt. Die Sommereier, die regelmäßig zuerst gebildet werden, besitzen eine äußerst dünne, glashell durchsichtige Eihaut und entwickeln sich innerhalb des Muttertieres sehr rasch, die Wintereier dagegen sind größer und zeichnen sich durch die dunkelbraune Farbe ihrer harten chitinartigen Schale, sowie durch

---

[1] Vgl. Korschelt-Heiders Lehrbuch, Allgemeiner Teil. I. Jena 1902. S. 283/284 und S. 364.

den langsamen Verlauf ihrer Entwicklung, die erst nach dem Freiwerden der Eier sei es durch Ablage nach außen oder durch Zugrundegehen des Muttertieres ihren Abschluß findet, aus.

In einer vor kurzem erschienenen Arbeit (1903) habe ich mich mit der Bedeutung dieser beiden Eiarten eingehend beschäftigt und dabei zeigen können, daß die Wintereier den primären Eitypus darstellen, der ursprünglich bei allen Mesostomiden allein bestanden hat und auch heute noch bei einer großen Anzahl von Arten, die keine Sommereier bilden, allein besteht, während sich die Sommereier erst sekundär infolge eines ganz bestimmt gerichteten Entwicklungsprozesses als besondere Anpassungsbildungen aus den Wintereiern entwickelt haben. Als das wesentliche dieses Prozesses, der zu der Entstehung der Sommereier führte, konnte der Umstand festgestellt werden, daß der Zeitpunkt, in dem die Tiere mit der Eibildung zu beginnen pflegen, allmählich in immer frühere Stadien ihrer individuellen Entwicklung verlegt wurde, in denen die Organe des weiblichen Geschlechtsapparates die zur Erzeugung der typischen Wintereier erforderliche Reife noch nicht erlangt haben und daher Bildungen hervorbringen, die mit weniger Dottermaterial und mit schwächeren Schalen ausgerüstet eben als Sommereier sich darstellen. Diese zeitliche Verschiebung des Beginnes der Eibildung — wie sie zuerst vielleicht rein zufällig infolge irgendwelcher besonderer Ernährungs- oder Witterungsverhältnisse oder sonstiger, durch irgendwelche lokale Umstände bedingter Einflüsse eintrat — mußte zur Folge haben, daß durch die fortschreitende Reduktion der Masse des Dotters und der Festigkeit der Schale und durch die damit Hand in Hand gehende progressive Ausschaltung dieser den Gang der Entwicklung verlangsamenden und den Zeitpunkt des Ausschlüpfens verzögernden Momente die Schnelligkeit des gesamten Entwicklungsverlaufes allmählich mehr und mehr gesteigert wurde, und daß infolgedessen die Sommereier besser als die Wintereier geeignet waren, der Art nach Eintreten der günstigen Jahreszeit eine möglichst rasche und möglichst große Ausbreitung zu geben. So begreift es sich, daß die infolge dieser Verfrühung des Beginnes der Eibildung zuerst, wie bereits gesagt, wohl rein zufällig entstandenen, unvollkommen ausgestatteten Eier — und etwas andres stellen die Sommereier im Vergleich mit den typischen Wintereiern zunächst nicht dar — im Laufe der Generationen nicht ausgemerzt, sondern im Gegenteil immer mehr und mehr in ihrer Eigenart einseitig ausgebildet wurden, da sie als

besonders angepaßte, zur rascheren Propagation der Art in vorzüglicher Weise geeignete Bildungen steigenden Wert gewannen.

Die soeben vorgetragenen Anschauungen basieren aber nicht etwa lediglich auf theoretischen Überlegungen, sondern lassen sich, wie ich ebenfalls bereits in der obengenannten Arbeit auseinandergesetzt habe, in allen ihren Punkten durch noch heute zu beobachtende Tatsachen mit voller Sicherheit beweisen. Es ist dies deshalb möglich, weil die Sommereier bei den vier von mir untersuchten Arten nicht etwa alle das gleiche Verhalten zeigen, sondern in selten glücklicher Weise verschiedene Etappen des durch jene Verfrühung des Eibildungsbeginnes veranlaßten Entwicklungsprozesses darstellen. Wie ich zeigen konnte, ist bei *Bothromesostomum personatum* diese zeitliche Verschiebung noch so wenig bedeutend, daß Sommer- und Wintereibildung hier noch fast unmittelbar ineinander übergehen und demgemäß beide Eiarten auch nur sehr wenig voneinander verschieden sind. Bei *Mesostomum lingua* und *Mesostomum productum*, die in ihrem Verhalten vollkommen miteinander übereinstimmen, hat bereits eine weitergehende Verfrühung des Beginnes der Sommereibildung stattgefunden, so daß dementsprechend auch größere Unterschiede zwischen den Sommer- und Wintereiern bestehen. Bei *Mesostomum ehrenbergi* endlich beginnt die Bildung der Sommereier bereits in so frühen Stadien, daß zwischen ihnen und den Wintereiern kaum noch irgendwelche Vergleichspunkte sich finden lassen. Alle diese Verhältnisse werden übrigens später bei Besprechung des Baues der Sommereier der einzelnen Arten noch eingehender dargestellt werden.

Es kann nicht Wunder nehmen, daß gemäß den Verschiedenheiten zwischen Sommer- und Wintereiern auch ihre Entwicklung einen verschiedenen Verlauf nimmt, und daß in gleicher Weise auch die Unterschiede, die wiederum die Sommereier der verschiedenen Arten voneinander trennen, in entsprechenden Verschiedenheiten der bei ihnen sich abspielenden Entwicklungsvorgänge sich kundgeben. Wenn ich mich trotzdem bei der folgenden Darstellung der Entwicklungsverhältnisse nicht an die Reihenfolge halte, die den oben postulierten genetischen Beziehungen der verschiedenen Eiarten zueinander entspräche, — eine Reihe, die von den Wintereiern über die Sommereier von *Bothromesostomum personatum*, sowie von *Mesostomum lingua* und *productum* zu denen von *Mesostomum ehrenbergi* führt, — sondern umgekehrt mit der Schilderung der Entwicklung der Sommereier von *Mesostomum ehrenbergi* beginne, — so

geschieht dies einmal aus praktischen Gründen, da ich hier die Entwicklungsvorgänge am eingehendsten verfolgen konnte, dann aber vor allem auf Grund theoretischer Erwägungen, die später ihre Erläuterung finden sollen.

Untersuchungsmethoden.

Die Untersuchung der Eier geschah wesentlich mit Hilfe der Schnittmethode, die allein die genaue Feststellung der Entwicklungsvorgänge ermöglichte. Ihre Ergebnisse wurden selbstverständlich, soweit dies angängig war, durch Beobachtung der ganzen Eier kontrolliert. Ein Abpräparieren der undurchsichtigen Wintereischalen erwies sich bei der Beschaffenheit der Embryonen (vgl. das auf S. 293 Gesagte) als völlig unmöglich.

Bei der Anfertigung der Schnitte mußte, je nachdem ob es sich um Sommer- oder Wintereier handelte, verschieden vorgegangen werden.

Zur Untersuchung der Sommereier wurden, da es besonders in den ersten Entwicklungsstadien fast vollkommen unmöglich ist, sie zu orientieren, und es daher darauf ankommen mußte, möglichst große Massen von ihnen zu schneiden, stets die ganzen Tiere mitsamt ihrem Eiinhalt — oft 30—40 oder noch mehr Eier — in Schnitte zerlegt. Das Schneiden der Eier bereitet, wenn sie einmal erst in Paraffin eingebettet sind, keine Schwierigkeiten, da weder die dünne Schale noch die Dottermasse — ausgenommen in den jüngsten Stadien der Sommereier von *Mesostomum productum*, *lingua* und *Bothromesostomum personatum* — irgendwelche nennenswerten Hindernisse bietet. Sehr große Schwierigkeiten bereitet es dagegen, die überaus empfindlichen Eier durch die zahlreichen Prozeduren der Konservierung, Härtung und Einbettung so hindurchzubringen, daß sie am Ende ihre ursprüngliche Gestalt bewahrt haben und nicht, wie dies Braun (1885) angibt und Fig. 11 auf Taf. V der v. Graffschen Rhabdocölenmonographie (1882) in drastischer Weise zeigt, vollkommen geschrumpft sind. Meist bringen schon die Konservierungsflüssigkeiten, deren ich eine große Zahl sowohl in kalten wie in warmen Lösungen durchprobiert habe, erhebliche Deformierungen der Eier hervor, die dann im Verlauf der weiteren Behandlung noch mehr gesteigert werden. Tadellose Resultate hat mir eigentlich nur das von Tellyesniczky (Arch. f. mikr. Anat. Bd. LII) angegebene Kaliumbichromat-Essigsäuregemisch ergeben, das ich, nachdem ich seine Vorzüge für die Konservierung der Sommereier einmal kennen gelernt hatte, späterhin fast ausschließlich angewandt habe. Für die ersten Stadien empfiehlt es sich die Lösung kalt anzuwenden, wobei man ganz ausgezeichnete Bilder der Reifungs-, Befruchtungs- und ersten Teilungsvorgänge erhält, in älteren Stadien dagegen verdient die unmittelbar vor dem Gebrauch auf 60—70° erwärmte Flüssigkeit den Vorzug. Ich habe die Tiere mitsamt den Eiern stets 10—12 Stunden in der Lösung gelassen und dann ebensolange in mehrfach gewechseltem Wasser ausgewaschen. Besondere Vorsicht erfordert sodann die Überführung in Alkohol, da eine jede nur ein wenig zu rasche Steigerung der Konzentration besonders im Anfang des Härtungsprozesses unweigerlich eine Schrumpfung der Eier herbeiführt. Ebenso vorsichtig müssen die Eier auch in das Vorharz, wozu ich stets Zedernholzöl benutzte, und später in Paraffin übergeführt werden. Ich habe oftmals die Enttäuschung erlebt, daß noch im Zedernholzöl vollkommen ungeschrumpfte Eier bei zu eiliger Einbettung Schaden erlitten.

Viel größere Schwierigkeiten bereitete dagegen die Untersuchung der

Wintereier, und zwar wegen der Sprödigkeit ihrer harten Schalen, die — ausgenommen in den jüngsten Stadien (s. Fig. 41) — für Paraffin völlig undurchgängig sind. Das summarische Verfahren, die ganzen Tiere zu schneiden, das bei der Untersuchung der Sommereier so gute Dienste leistete, konnte daher hier nicht Anwendung finden, vielmehr mußte jedes Ei einzeln behandelt werden. Nach langen, vergeblichen Versuchen kam ich schließlich auf folgendes Verfahren, das nach einiger Übung ausgezeichnete Resultate lieferte. Die lebenden Eier werden mit einer möglichst fein zugespitzten Nadel an einem Pol ganz vorsichtig angestochen, so daß nur eine kleine Öffnung entsteht, der Eiinhalt aber möglichst gar nicht verletzt wird. Alsdann werden sie mit der erwärmten Konservierungsflüssigkeit — neben dem Tellyesniczkyschen Gemisch erwies sich hier auch konzentrierte Sublimatlösung als brauchbar — übergossen, nach längerer Einwirkungsdauer sodann ausgewaschen und langsam in Alkohol übergeführt. In 95%igen Alkohol wird sodann mit äußerster Vorsicht ein zweites Loch an dem dem ersten entgegengesetzten Pol der Schale angebracht, was meist gelingt, da sich während des Härtungsprozesses der Eiinhalt gewöhnlich etwas von der Schale zurückgezogen hat. Nach der Aufhellung in Zedernholzöl wird das Ei sodann in Paraffin übertragen, das infolge der Durchbohrung der Schale nunmehr leicht eindringt. Trotzdem lassen sich die Eier nur in sehr seltenen Fällen schon in diesem Zustande schneiden, da die spröde Eischale fast unvermeidlich herausspringt und bei der Kleinheit der Eier dabei so gut wie regelmäßig den Schnitt völlig zerstört. Es muß daher die Eischale entfernt werden, wobei ich folgendermaßen verfahre. Nachdem die Eier kurze Zeit im Paraffin gewesen sind, lasse ich erstarren und entferne nun mit einem feinen Skalpell an einer Stelle ein Stückchen der Eischale, was bei einiger Übung fast stets ohne Verletzung des Eiinhaltes gelingt. Dann wird von neuem eingebettet und die Prozedur an einer andern Stelle der Schale wiederholt, darauf wieder eingebettet u. s. f., bis schließlich die Schale ganz oder zum größten Teile abgeschält ist. Um den Eiinhalt besser sichtbar zu machen, empfiehlt es sich, ihn während der Alkoholpassage mit Eosin etwas vorzufärben.

Nur mit Hilfe dieser allerdings etwas umständlichen Schälmethode, die ja in ähnlichen Fällen auch schon von andern Autoren, z. B. von Hesse zur Entfernung der Cuticula der Insektenaugen, angewandt worden ist, gelingt es brauchbare Schnitte von den Wintereiern zu erhalten. Ich habe dieselbe Methode auch bei den Tricladeneiern angewandt, wo sie wegen der Größe der Kokons viel leichter gelingt. Endlich ist es mir nur durch sie möglich gewesen, die Alloiocölenentwicklung zu studieren (vgl. Taf. XX). Ich habe hier wohl mehrere Hunderte verhältnismäßig sehr kleiner Eier in tadellose Schnitte zerlegt.

Die Dicke der Schnitte betrug bei den Sommereiern 7,5—10 μ, bei den Wintereiern 10—15 μ. Es wurde ausschließlich Schnittfärbung angewandt, und zwar wurde vorzugsweise mit Boraxkarmin, Hämatoxylin und Eisenhämatoxylin gefärbt. Auch Doppelfärbungen mit Borax-Indigkarmin und Eosin-Hämatoxylin gaben gute Resultate.

A. Die Entwicklung der Sommereier von Mesostomum ehrenbergi.

1. Bildung der Eier.

Wie in allen zusammengesetzten Eiern, so ist auch in den Sommereiern von *Mesostomum ehrenbergi* die Keimzelle außerordentlich

klein und zwar schwankt die Größe ihres Durchmessers zwischen 0,035 und 0,04 mm. Ihre Gestalt ist unmittelbar nach dem Verlassen des Keimstockes ungefähr kuglig, bisweilen mehr ellipsoidisch zu nennen (Fig. 1). Exzentrisch in ihrem spärlichen, schwach, aber äußerst gleichmäßig granulierten, in mäßigem Grade Farbstoffe annehmenden Plasma liegt der meist etwas abgeplattete, bläschenförmige große Kern von ungefähr 0,025 mm Durchmesser. Die Kernmembran ist scharf abgesetzt; in dem äußerst zartmaschigen Kerngerüst ist ein großes Kernkörperchen eingelagert, das aus einer sich intensiv färbenden, stark lichtbrechenden Substanz besteht und jeweils ein oder mehrere tröpfchenartige Binnenkörper von ebenfalls sehr hohem Lichtbrechungsvermögen und verschiedener Größe in seinem Innern eingeschlossen enthält. Sein Durchmesser beträgt 0,007—0,008 mm.

Die Keimzelle gelangt aus dem keimbereitenden Abschnitt des Keimstockes in das diesem unmittelbar angeschlossene, mit Sperma erfüllte kuglige Receptaculum seminis, wo alsdann die Besamung[1] stattfindet. Nach den Angaben SCHNEIDERS (1873, 1883), die sich ebenfalls auf *Mesostomum ehrenbergi* beziehen, sollen regelmäßig drei bis 4 Spermatozoen in die Keimzelle eindringen, ja HALLEZ (1879) will sogar bei der von ihm fälschlich als *Mesostomum rostratum* bezeichneten *Castrada radiata* (O. F. Müll.) eine große Anzahl von Samenfäden innerhalb der Keimzelle beobachtet haben. In der Tat findet man die Keimzelle im Receptaculum regelmäßig dicht von Spermatozoen umdrängt, und es ist mir, da eine Dotterhaut entgegen den Angaben SCHNEIDERS sicher nicht gebildet wird, unbekannt, wie eine Überfruchtung vermieden wird. Indessen habe ich selbst niemals beobachten können, daß mehr als ein Spermatozoon wirklich in die Keimzelle eingedrungen wäre. In der Regel liegt es mehr oder minder nahe der Peripherie der Keimzelle (Fig. 2 *sp*), nicht selten habe ich es jedoch auch — und zwar sowohl bei lebenden wie bei konservierten Eiern — (in der bereits von SCHNEIDER [1883, Taf. III, Fig. 1]) beschriebenen und gezeichneten eigentümlichen Lage, schleifenförmig um den Kern herumgeschlungen (Fig. 1 *sp*) gesehen.

[1] Ich unterscheide die Besamung, d. h. das Eindringen des Spermatozoons in die Eizelle, von dem eigentlichen Befruchtungsvorgang, d. h. der Ausbildung der beiden Geschlechtskerne, da zwischen beiden Vorgängen, wie wir sehen werden (vgl. S. 224), die Reifung der Keimzelle liegt. Ein unreifes Ei kann nicht befruchtet werden. (Zusatz bei der Korrektur: Wie ich sehe, haben auch VEJDOVSKÝ und MRÁZEK in einer soeben erschienenen Arbeit [Umbildung des Cytoplasmas während der Befruchtung und Zellteilung, Archiv für mikr. Anat. Bd. LXII, Heft 3] in ähnlicher Weise zwischen Besamung und Befruchtung unterschieden.)

Vom Receptaculum seminis aus gleitet die Keimzelle darauf durch den langen dickwandigen Ausführungsgang des Keimstocks in das Atrium genitale und von hier aus in einen der beiden Uterusschenkel. Die erste Keimzelle gelangt, wie dies bereits Schneider (1873) beobachtet hat, immer nach rechts und zwar, wie ich annehme, wohl deshalb, weil der Keimstock selber rechts gelegen ist. Indem dann die folgenden Keimzellen immer regelmäßig zwischen links und rechts abwechseln, werden schließlich beide Uterusschenkel gleichmäßig mit Eiern gefüllt. Bei *Mesostomum ehrenbergi* bilden die beiden Uterusschenkel zusammen eine H-Figur, indem sie mit kurzen queren Stämmen aus dem Atrium entspringen und sich alsdann lateral T-förmig je in einen nach vorn und einen nach hinten ziehenden Ast gabeln. Dicht neben der Stelle, an der die beiden queren Uterusschenkel aus dem Atrium entspringen, münden in sie jederseits mit zwei Dottergängen die beiden Dotterstöcke, die, wie ich in meiner früheren Arbeit (1903) auseinandergesetzt habe, zur Zeit der Sommereibildung sich noch in vollkommen unentwickeltem Zustande befinden. Demgemäß versorgen sie die Keimzelle mit einem im Verhältnis zu den Wintereiern überaus kümmerlichen Dottermaterial, was sich schon in der geringen Anzahl (40—50) der auf je eine Keimzelle entfallenden Dotterzellen zu erkennen gibt. Diese Dotterzellen werden nun der Keimzelle bei ihrem Übertritt in den einen der beiden Uteri beigesellt, worauf dann das ganze Zellenpaket durch das mit einer kräftigen Ringmuskulatur versehene quere Anfangsstück desselben rasch hindurchgetrieben wird, bis es an die Stelle gelangt, wo dieses sich in seine beiden Längsäste gabelt. Hier wird alsdann von dem Uterusepithel eine überaus zarte, klar durchsichtige, strukturlose Haut (Fig. 2*s*) um das Ganze abgesondert und damit die Bildung des Sommereies vollendet. Seine Größe ist zunächst überaus gering; der Durchmesser des ganzen Eies beträgt nur ungefähr 0,06—0,08 mm, also höchstens das Doppelte der Keimzelle, trotzdem einige 40 Dotterzellen zu dieser hinzugekommen sind.

Die im Verhältnis zur Keimzelle sehr kleinen Dotterzellen behalten im Sommerei von *Mesostomum ehrenbergi* ihre Zellengestalt fürs erste vollkommen unverändert bei (Fig. 2*d*), entgegen den Angaben O. Schmidts (1858), Ed. van Benedens (1870) und v. Graffs (1882), die niemals ganze Dotterzellen, sondern nur aus deren Zerfall hervorgegangene Dotterflüssigkeit haben in das Ei eintreten sehen wollen. Sie besitzen ungefähr kubische Gestalt. Ihr Plasma ist nur wenig stärker granuliert als das der Eizelle und enthält eine mäßige

Anzahl kleiner und kleinster Vacuolen, deren klarer, schwach licht brechender Inhalt nur Spuren von Farbe annimmt. Außerordentlich stark dagegen tingieren sich ihre großen, unregelmäßig rundlichen Kerne, die sich durch eine scharf begrenzte Kernmem branund äußerst grobkörnigen Chromatingehalt auszeichnen, in dem 1—3 Nucleolen nur wenig an Größe hervortreten.

In der ersten Zeit nach der Bildung des Eies kann man an der Keimzelle nicht selten amöboide Gestaltveränderungen erkennen (Fig. 2), ähnlich denen, die Hallez (1879) von der Eizelle von *Prorhynchus stagnalis* beschreibt und die auch sonst von den Eiern andrer Tiere bekannt sind. Nach dem Aufhören dieser Bewegungen findet man die Keimzelle inmitten der Dotterzellen stets derart exzentrisch gelegen, daß sie von ihnen auf der einen Seite ihres Umfanges in einfacher, auf der andern in doppelter Schicht umgeben ist (Fig. 3). Diese höchst charakteristische Anordnung, die natürlich nur aus Schnitten von geeigneter Richtung unmittelbar zu erkennen ist, rührt daher, daß die Anzahl der Dotterzellen für eine einfache Umschichtung der Keimzelle zu groß ist, so daß ein Drittel bis ein Viertel derselben — ich zählte in einem Falle 11 von 43, in einem zweiten 15 von 45 Dotterzellen — auf der einen Seite eine zweite Dotterzellenlage bilden muß. Daß durch diese Anordnung der Dotterzellen etwa eine Polarität der Keimzelle bedingt würde, wie man vielleicht erwarten könnte, habe ich nicht feststellen können, dagegen scheint sie mir eine gewisse Bedeutung für das spätere Verhalten der Dotterzellen selbst zu besitzen, worauf ich schon hier hingewiesen haben möchte.

Die ganze Bildung des Sommereies — von dem Austritt der Keimzelle aus dem Receptaculum seminis an gerechnet — nimmt nur überaus kurze Zeit in Anspruch. Ebenso rasch muß auch die Bildung der einzelnen Eier nacheinander erfolgen, wie daraus hervorgeht, daß stets sämtliche Sommereier ein und desselben Individuums — nicht selten 40—50 an der Zahl — sich in nahezu dem gleichen Entwicklungsstadium befinden. Sie liegen alsdann jederseits dichtgedrängt in einer Reihe hintereinander in den beiden Fruchthältern aufgereiht, deren den Eiern eng anliegende Wandungen (Fig. 2 *ut*) mehr und mehr von ihnen ausgedehnt werden, dabei aber so nachgiebig sind, daß sich die Eier nur selten durch gegenseitigen Druck in irgendwie nennenswerter Weise gegeneinander abplatten. Vielmehr kann man mit Leichtigkeit beobachten, daß die Eier sich bei den Bewegungen der Tiere mannigfach verschieben und nach den verschiedensten Richtungen hin um ihre Achse drehen. Demzufolge

liegen die Eier und Embryonen im Uterus desselben Individuums vollkommen unorientiert nebeneinander, so daß hier von einem richtenden Einfluß der Schwerkraft auf ihre Entwicklung, obwohl diese schon von der ersten Teilung an inäqual verläuft, keine Rede sein kann.

2. Entwicklungsvorgänge bis zur Bildung der Embryonalanlage.

a. Reifung, Befruchtung und Herstellung der ersten Teilungsspindel.

In dem eben gebildeten Sommerei hat die Keimzelle noch den Wert einer Oocyte I. Ordnung, da ihre Reifung erst innerhalb desselben beginnt, mithin wohl erst durch die vorher im Receptaculum seminis erfolgte Besamung angeregt wird. Ich möchte hier nicht auf die Einzelheiten der überaus interessanten, in vielen Punkten mit den vor kurzem von Halkin (1901) und Goldschmidt (1901) bei der Reifung und Befruchtung der Eier von *Polystomum integerrimum* beobachteten Verhältnissen übereinstimmenden Vorgänge eingehen, da ich in einer besonderen, ausführlich diesem Gegenstand gewidmeten Arbeit darauf zurückzukommen gedenke. Ich werde mich daher hier nur auf die Anführung einiger weniger Daten beschränken, soweit sie aus den Figuren der Taf. XIV zu erkennen sind.

Von Angaben in der Literatur über die Eireifung bei den Rhabdocölen habe ich nur eine Notiz von Hallez (1879) zu erwähnen, der bei *Gyrator hermaphroditus* Ehrbg. (von Hallez als *Prostomum lineare* bezeichnet) in einer eben gebildeten Eikapsel die Abschnürung eines Richtungskörperchens beobachtet zu haben angibt. Schneider (1883) dagegen hat bei seinen an *Mes. ehrenbergi* angestellten Untersuchungen die eigentlichen Reifungserscheinungen vollständig übersehen und stellt daher die Bildung von Richtungskörperchen gänzlich in Abrede. Gewisse den Reifungsprozeß einleitende Veränderungen am Kerne, die in einer eigentümlichen, zur Bildung stumpflappiger Fortsätze führenden Einschnürung (Fig. 2, 3) desselben bestehen, hat er dagegen richtig beobachtet und gezeichnet. Der Beginn des Reifungsprozesses äußert sich darin, daß sich der Eikern auflöst, unter sehr interessanten Erscheinungen, die hier auch nur andeutungsweise zu behandeln, zu weit führen würde.

Nach der Auflösung des ursprünglichen Kernes erfolgt sodann die Abschnürung zweier kleiner Richtungskörperchen, jedesmal unter Bildung einer Richtungsspindel, die die mehr oder minder regelmäßig ellipsoidisch gestaltete Keimzelle fast in der ganzen Länge ihres kleineren Durchmessers durchsetzt (Fig. 4), wie dies nach

Halkin und Goldschmidt auch bei *Polystomum* der Fall ist. Wie Fig. 4 zeigt, nehmen an der zweiten Richtungsspindel zehn Chromosomen teil, die sich als kurze, kräftige, äußerst intensiv gefärbte Stäbchen von haken- oder winkelförmiger Krümmung darstellen. Fünf von ihnen verbleiben in der Keimzelle, während die übrigen fünf in die zur Bildung des künftigen Richtungskörperchens führende Plasmavorwölbung eintreten; neben dieser ist das erste Richtungskörperchen (Fig. 4 ri_1) als helles Bläschen mit dunkelgefärbtem Chromatininhalt zwischen den Dotterzellen (in der Figur nicht mitgezeichnet) eingekeilt erkennbar. Nach der Abschnürung der Richtungskörperchen treten meist sehr bald deutliche Zerfallserscheinungen in ihnen auf, die in der Regel rasch zu ihrer Auflösung führen. Mitunter jedoch bleiben sie oder Reste von ihnen noch längere Zeit als dunkle zwischen oder neben den Blastomeren gelegene Körperchen sichtbar (Fig. 17 *ri*).

Noch vor Abschluß der Reifungsvorgänge in der Keimzelle treten an dem in sie eingedrungenen Samenfaden eine Reihe von Veränderungen auf, die seine Umbildung in den späteren Spermakern und damit den Beginn des eigentlichen Befruchtungsaktes einleiten. Die Spermatozoen von *Mesostomum ehrenbergi* sind fadenförmig und laufen an ihrem Vorderende in eine feine kurze Spitze aus, die zwei Geißeln trägt. Ein sog. Kopf fehlt ihnen, das Homologon des Spermatocytenkernes bildet vielmehr ein von v. Graff (1882) zuerst beschriebener zentraler Achsenstrang, der durch die ganze Samenzelle verläuft. Nach dem Eindringen des Spermatozoons in die Keimzelle innerhalb des Receptaculum seminis verliert es sein hyalines Plasma und seine Geißeln, bleibt aber im übrigen bis zur Fertigstellung des Sommereies und noch einige Zeit nach seiner Bildung im wesentlichen unverändert; der Achsenstrang ist während dieser Zeit auf den Schnitten als ein mehr oder minder stark gebogener, tief gefärbter Faden im Innern der Keimzelle zu erkennen (Fig. 2 *sp*).

Die Umbildung dieses Spermaachsenstranges in den Spermakern verläuft nun in einer Weise, die der Spermakernbildung von *Polystomum*, wie sie vor allem Goldschmidt beschrieben hat, in einer Reihe von Punkten außerordentlich ähnlich ist. Ich möchte zum Beweise dafür hier nur auf Fig. 4 hinweisen, wo sich der Spermakern (*sp*) aus einer größeren Anzahl kleiner Chromatinkügelchen, die untereinander durch schmale Züge einer blaßgefärbten Substanz verbunden sind, zusammengesetzt darstellt, also genau dasselbe Verhalten zeigt, wie es Goldschmidt ebenfalls um die Zeit der zweiten Richtungsspindel bei *Polystomum* beobachtet hat.

Auf die weiteren Stadien der definitiven Ausbildung von Samen- und Eikern möchte ich an dieser Stelle nicht näher eingehen, obwohl eine Reihe der dabei zu beobachtenden Vorgänge, da sie sich in ähnlicher Weise auch bei der Bildung der Kerne der ersten Teilungszellen wiederholen, bereits aus den zu andern Zwecken gezeichneten Figuren der Taf. XIV zu erkennen ist. So sieht man in den Zellen *A* und *C* der Fig. 6 den Zerfall der Chromosomen in kleine Chromatinkügelchen — von Goldschmidt nach dem Vorgange Böhms als Karyomeriten bezeichnet — sich vorbereiten, während in Zelle *B* der gleichen Figur dieser Zerfall bereits vollendet ist und die einzelnen Karyomeriten sich mit hellen Höfen umgeben haben. Das Verhalten dieser Karyomeritenbläschen in Zelle C_1 der Fig. 12 gibt sodann einen Begriff davon, wie sich aus ihnen weiterhin der Kern selbst wieder aufbaut; doch mögen diese Andeutungen hier genügen, da alle weiteren Einzelheiten der späteren speziellen Arbeit über diesen Gegenstand vorbehalten bleiben sollen.

Nach der Herstellung der beiden Vorkerne beginnt die Bildung der Chromosomen der ersten Teilungsspindel, die im Gegensatz zu den kurzen kräftigen Chromosomen der Richtungsspindeln lange und verhältnismäßig dünne Fäden darstellen. Ihre Anordnung zur Äquatorialplatte — allerdings nicht der ersten, sondern der zweiten Teilungsspindel — zeigt Fig. 17 (Zelle *A*), ihr Auseinandertreten in die Tochterplatten Fig. 5. Wie aus ersterer Figur hervorgeht, finden sich in der Keimzelle, in der nach der Ausstoßung der Richtungskörperchen fünf Chromosomen zurückgeblieben waren, nunmehr zehn, so daß also das Spermatozoon seinerseits ebenfalls fünf Chromosomen in das Ei eingeführt hat. Die Ausbildung der Tochterplatten aus der Äquatorialplatte geht derart vor sich, daß die langausgewachsenen Chromosomfäden sich in continuo mit ihrer einen Hälfte auf dieser, mit der andern auf jener Seite der Teilungsspindel einstellen und dadurch zu einer nach beiden Polen hin konvergierenden Figur anordnen (vgl. Fig. 12, Zelle A_2), ein Verhalten, das auch Schneider (1883, Taf. III, Fig. 7) bereits gezeichnet hat. Wenn sich sodann die langen Chromosomen in der Richtung der Äquatorialebene der Quere nach spalten, sind beide Tochterplatten, jede mit zehn Tochterchromosomen, auf einmal fertig ausgebildet. Sie rücken alsdann der Richtung der Spindelachse folgend allmählich mehr und mehr auseinander, worauf die Teilung der Keimzelle selbst sich vorbereitet. Interessanterweise zeigen hierbei (Fig. 5), wie bei den nächsten Teilungen (Fig. 6, Zelle *A* und *C*), die im folgenden Abschnitt besprochen

werden sollen, die Centrosomen dasselbe Verhalten, das GOLDSCHMIDT bei *Polystomum* feststellen konnte, daß nämlich ihre Größe »der Größe der durch die Teilung entstehenden Tochterzellen proportional ist«.

b. Teilungsprozeß.

Wie Fig. 5 zeigt, nimmt sogleich die erste Teilung der Keimzelle einen inäqualen Verlauf, indem sie zwei an Größe wesentlich verschiedene Blastomeren, ein Makromer *A* und ein Mikromer *B* liefert, deren Durchmesser sich wie 3 : 2 verhalten. Die Ablösung von *B* scheint an demselben Eipol zu erfolgen, an dem vorher die Ausstoßung der Richtungskörperchen stattgefunden hat, wie man wohl bei Bildern ähnlich wie Fig. 17 (*ri* neben dem Anschnitt von *B*) aus der Lage der letzteren schließen darf, wenn natürlich auch zu bedenken ist, daß die Teilung der Keimzelle notwendigerweise eine Verschiebung der Richtungskörperchen mit sich bringen muß. Von den beiden ersten Blastomeren bleibt *B* zunächst unverändert, während sich *A* sofort zu einer weiteren Teilung vorbereitet (Fig. 17[1]). Diese verläuft wie die erste wiederum inäqual und führt zur Abschnürung eines zweiten etwas kleineren Mikromers *C* (Fig. 6), das neben *B* zu liegen kommt. In genau der gleichen Weise teilt sich sodann *A* noch ein drittes Mal, so daß sich zu *B* und *C* noch ein weiteres Mikromer *D* hinzugesellt (Fig. 7), das wiederum etwas kleiner ist als sein Vorgänger. Man findet alsdann die drei Mikromeren *B*, *C* und *D* im Dreieck angeordnet auf dem Makromer *A* liegen. Alle vier Blastomeren runden sich sofort nach der Teilung zu fast vollkommenen Kugeln ab, die nur ganz geringe Abplattungen gegeneinander erkennen lassen.

Der inäquale Verlauf dieser Teilungen läßt sich nicht nur aus Schnitten konstatieren, sondern auch ganz gut an den lebenden Eiern beobachten, sei es, daß man sie im ganzen betrachtet oder nach sorgfältigem Zersprengen der Eischale und vorsichtigem Ablösen der Dotterzellen den Blastomereninhalt aus ihnen herauspräpariert. Die Angaben SCHNEIDERS (1873), daß sich in den Sommereiern von *Mesostomum ehrenbergi* die Keimzelle zuerst in zwei, dann in vier annähernd gleich große Blastomeren teilt, sind demnach falsch. Ebenso irrt auch HALLEZ (1879), wenn er, wie schon hier bemerkt sein mag, bei den Wintereiern mehrerer Rhabdocölen, darunter auch einiger Mesostomiden einen äqualen Verlauf der ersten Teilungen beobachtet zu haben glaubt. Nur eine seiner Figuren (Taf. XI, Fig. 23), die ein

[1] Das Verhalten der Dotterzellen hier soll zunächst unbeachtet bleiben, da es später in einem besonderen Abschnitt Besprechung finden wird.

Dreizellenstadium von *Castrada radiata* (mit einem Makromer und zwei Mikromeren) darstellt, stimmt mit meinen Befunden überein, wird aber von ihm, da sie nicht zu seiner Annahme eines äqualen Teilungsverlaufes paßt, als abnorm bezeichnet.

Die nach der Erreichung des Vierzellenstadiums sich abspielenden Teilungsvorgänge lassen sich am lebenden Ei nicht mehr mit Sicherheit erkennen, vielmehr ist man zu ihrer Feststellung lediglich auf die Untersuchung der Schnittserien angewiesen. Durch sorgfältige Rekonstruktionen nach diesen, wobei ich mich sowohl kleiner in Knetwachs hergestellter Modelle, wie der graphischen Methode, die durch Übereinanderzeichnen der einzelnen Schnitte erhaltenen Umrißbilder der ganzen Embryonalstadien plastisch auszuführen[1], bediente, gelingt es indessen verhältnismäßig leicht auch über die nächsten Teilungsprozesse ins klare zu kommen, bis schließlich andre Gründe auch dies unmöglich machen.

Die Teilungsvorgänge, die auf das Vierzellenstadium folgen, sind von ganz andrer Art als die vorhergehenden, indem nunmehr für das Makromer A, das bis dahin allein die Kosten der Teilung bestritten hat, eine Ruhepause eintritt, während deren sich die Mikromeren zu teilen beginnen. Auch hier verlaufen die Teilungen keineswegs völlig äqual, die Größendifferenzen zwischen den entstehenden Blastomeren sind indessen meist nur äußerst gering und werden schließlich vielfach kaum mehr wahrnehmbar. Zunächst teilt sich das zuerst entstandene Mikromer B in zwei ungleiche Zellen, von denen die größere mit B_1, die kleinere mit B_2 bezeichnet werden mag (Fig. 8). Die Teilung erfolgt in der Regel derart, daß B_2 sich zwischen C und D einschiebt und beide Zellen auseinanderdrängt, wie dies aus der zu dem Schnitt in Fig. 8 gehörigen Rekonstruktion (Fig. 9) aufs deutlichste ersichtlich ist. Das gleiche Verhalten, wie diese Seitenansicht, läßt auch Fig. 10, wo ein etwas älteres Stadium in Ansicht von oben dargestellt ist, erkennen. Inzwischen hat sich gleichzeitig C zur Teilung vorbereitet und ebenso findet man auch meist in dem Makromer A wieder die ersten Anfänge einer Spindelbildung (Fig. 10). Die Spindel von C stellt sich dabei ungefähr parallel zu der Lage von B_1 und B_2, deren Richtung selbst wieder etwas schief zu der Spindelachse von A verläuft. Es erfolgt zunächst die Teilung von C in eine etwas größere Zelle C_1 und eine etwas kleinere C_2. Letztere kommt in die Furche zwischen B_1 und B_2 zu liegen, während C_1

[1] Auf diese Weise wurden die Figg. 7, 9, 10, 11 und 13—16 der Taf. XIV hergestellt.

über B_1 etwas hinausragt (Fig. 11). Wenn dann auch die Teilung des Makromers A in die beiden ungefähr gleich großen Blastomeren A_1 und A_2 — also anscheinend die erste äquale Teilung — sich vollzogen hat, erhalten wir das in Fig. 11 in Ansicht von oben dargestellte Siebenzellenstadium, das in den Schnitten verhältnismäßig häufig anzutreffen ist und demgemäß wiederum eine gewisse Ruhezeit durchzumachen scheint.

Bis zu diesem Stadium pflegen sich die Teilungsvorgänge fast regelmäßig in der oben geschilderten Aufeinanderfolge zu vollziehen. Häufiger findet sich nur eine kleine Abweichung in der Beziehung, daß das Ruhestadium des Makromers A, das nach der Abschnürung des dritten Mikromers D beginnt und in der Regel bis nach Ablauf der Teilung von B in B_1 und B_2 dauert, in einzelnen Fällen noch längere Zeit fortbestehen kann, so daß man bisweilen Stadien mit fünf oder, wenn sich inzwischen auch schon D geteilt hat, mit sechs Mikromeren begegnet, in denen A noch ungeteilt ist. Immerhin kann man aber — von dieser Unregelmäßigkeit abgesehen — bis hierher noch von einem typischen Entwicklungsverlauf reden. Dieser würde, wenn man noch hinzunimmt, daß bei den weiteren sogleich zu besprechenden Teilungen die des Mikromers D in der Regel allen übrigen vorauseilt (Fig. 13), sich etwa dahin zusammenfassen lassen, daß sich zunächst von dem Makromer A nacheinander drei sukzessive kleiner werdende Mikromeren B, C und D abschnüren, die sich alsdann ihrerseits wieder in der gleichen Reihenfolge inäqual teilen, während inzwischen A in zwei annähernd gleich große Blastomeren zerfällt.

Die weiteren Teilungen verlaufen sodann in einer höchst eigentümlichen Weise. Nach Ablauf der im Siebenzellenstadium durchgemachten Ruhezeit beginnen nämlich fast alle Blastomeren sich nahezu gleichzeitig nach verschiedenen Richtungen hin und zwar die einen äqual, die andern inäqual zu teilen; außerdem gehen diese Teilungen nicht etwa in allen Eiern auf die gleiche Weise, sondern vielfach recht verschieden vor sich, so daß es völlig unmöglich wird, in den elf-, zwölf-, dreizehn- oder mehrzelligen Stadien, die man alsdann wieder mit größtenteils ruhenden Kernen antrifft, die Herkunft der einzelnen Blastomeren mit Sicherheit zu ermitteln. Einige Beispiele an der Hand der Figuren mögen zum Beweise hierfür dienen. In dem Siebenzellenstadium der Fig. 12 und 13 (Schnitt und zugehörige Rekonstruktion) sind in den vier Blastomeren A_1, A_2, B_1 und D karyokinetische Figuren ausgebildet, C_2 zeigt die Anfänge der

Chromosomenbildung und nur C_1 und B_2 besitzen ruhende Kerne[1]. A_1 teilt sich inäqual, indem es nach vorn und medianwärts ein kleineres Blastomer abzuschnüren sich anschickt, wie aus der Form der Zelle und der Lage der Spindel hervorgeht. Ebenso ist D im Begriff sich in eine etwas kleinere obere und eine größere untere Zelle zu teilen, während B_1 und A_2 anscheinend äquale Teilungen vorbereiten. Was endlich die Richtung der zukünftigen Teilungen betrifft, so erhellt aus den Figuren besser als aus jeder Beschreibung, daß sie kreuz und quer in allen möglichen Richtungen schief zueinander erfolgen. Es ist klar, daß es bei der Unmöglichkeit einer Beobachtung am lebenden Ei unter diesen Umständen außerordentlich schwierig sein würde, das nach Ablauf aller der hier eingeleiteten Teilungen sich ergebende Zwölfzellenstadium auf das Siebenzellenstadium, aus dem es hervorgegangen ist, zurückzuführen. Immerhin müßte es bei genügender Ausdauer vermittels der Rekonstruktionsmethoden gelingen, auch hier zum Ziele zu kommen, — wenn nur die Teilungen selbst in den verschiedenen Eiern stets den gleichen Verlauf nehmen würden. Nun vergleiche man aber mit Fig. 13 das in Fig. 14 dargestellte Siebenzellenstadium, dessen Rekonstruktion nach einem augenscheinlich in der gleichen Richtung geschnittenen Ei erhalten wurde. Hier zeigen die Zellen B_2, C_1 und C_2 noch ruhende Kerne, in B_1 sind eben erst die Anfänge der Chromosomenbildung erkennbar, während sich A_1, A_2 und D auf ungefähr der gleichen Höhe des Teilungsprozesses befinden. Wie in Fig. 13, so scheint auch hier A_2 sich äqual zu teilen, in gleicher Weise schnürt A_1 nur eine kleine Zelle, hier aber medianwärts und nach oben ab; dagegen bereitet D hier eine in viel höherem Maße inäquale Teilung vor als dort, bei der diesmal umgekehrt die größere Tochterzelle nach oben, die kleinere nach unten zu liegen kommt. Außerdem finden hier infolge der Teilungen viel größere Verschiebungen der einzelnen Blastomeren zueinander statt, als in Fig. 13, indem einmal durch die Teilung von A_2 die Zellen B_2 und C_2 in die Höhe gehoben werden, indem ferner die kleinere Tochterzelle von A_1 sich hier zwischen D und A_2 schiebt und endlich durch die kleinere Tochterzelle von D die Makromeren A_1 und A_2, die sich vorher berührten, auseinandergedrängt werden.

---

[1] Der Ausdruck »ruhende Kerne« ist hier nicht im absoluten Sinne, sondern nur im Gegensatz zu den Kernen der übrigen Blastomeren gebraucht. Tatsächlich kommt es ja während der ersten Entwicklungsstadien bei der raschen Aufeinanderfolge der einzelnen Teilungsakte in den Pausen zwischen ihnen fast nie zur Ausbildung ruhender Kerne s. str.

Nach Ablauf dieser Teilungen würde man also ein ganz andres Bild erhalten, als es das vorher geschilderte Stadium (Fig. 13) ergeben haben würde.

Hieraus erklärt es sich, daß es mir trotz außerordentlich zahlreicher Rekonstruktionsversuche, die ich im Laufe meiner Untersuchungen anstellte, nicht gelungen ist, den Gang der auf das Siebenzellenstadium folgenden Teilungen im einzelnen festzustellen, nicht sowohl deshalb, weil durch die komplizierte Verlaufsrichtung der Teilungen selbst die Spuren der Abstammung der einzelnen Blastomeren voneinander vollständig verwischt werden, sondern vor allem, weil infolge der Verschiedenheit, mit der die Teilungen in den einzelnen Eiern vor sich gehen, niemals ein Schluß von einem Fall auf den andern möglich ist. Um die Aussichtslosigkeit aller Versuche, trotzdem die Schicksale der einzelnen Blastomeren weiter zu verfolgen, zu demonstrieren, möchte ich noch besonders auf die beiden in den Figg. 15 und 16 dargestellten Zwölfzellenstadien hinweisen, die ich unter meinen zahlreichen Rekonstruktionen deshalb ausgewählt habe, weil die ihnen zugrunde liegenden Eier anscheinend in ähnlicher Richtung geschnitten sind, wie die Stadien der Figg. 13 und 14. Beide Figuren lassen auf den ersten Blick eine Reihe von Beziehungen zu den dort abgebildeten Siebenzellenstadien erkennen, indem z. B. in Fig. 15 die Zellen *3* und *1* der Zelle D und die Zellen *2* und *7* der Zelle A_2, ebenso in Fig. 16 die Zelle *7* der Zelle A_1 in Fig. 14 usw. zu entsprechen scheinen. Man kann die Identifizierungsversuche noch viel weiter treiben, aber man tappt schließlich völlig im dunkeln und kommt stets an dem einen oder andern Punkte in solche Schwierigkeiten, daß man auf ihre Durchführung verzichten muß.

Es erscheint daher zweckmäßig, von vornherein von allen weiteren Versuchen, die Schicksale der einzelnen Blastomeren bei den nun folgenden Teilungen zu ermitteln, abzustehen und statt dessen die weiteren Entwicklungsvorgänge an ihrer Gesamtheit — als Ganzes (Embryonalanlage) betrachtet — zu verfolgen. Diese Vorgänge scheinen im wesentlichen zunächst nur in einer Vermehrung der Blastomeren zu bestehen, die durch rasche Teilungen derselben herbeigeführt wird. Die Teilungen folgen zuerst wahrscheinlich noch in gewissen Intervallen aufeinander, was sich daraus vermuten läßt, daß man anfangs nicht selten Eier findet, in denen fast sämtliche Kerne im Ruhezustand sich befinden (Fig. 18, Schnitt durch ein Fünfzehnzellenstadium). Aber auch diese Andeutungen einer Periodizität der Teilungsakte hören sehr bald auf, und man findet alsdann

stets weitaus die Mehrzahl der Kerne in Mitose (Figg. 19, 20). Auch über die Richtung und Art der Teilungen läßt sich nichts Bestimmtes aussagen, da sie bald äqual erscheinen (Diasterstadium in der Mitte der Fig. 19), bald deutlich inäqual verlaufen (Fig. 23, Zelle ×). Ebensowenig läßt sich hier von Keimblättern oder von einem irgendwie bestimmten Formzustand der Embryonalanlage reden. Das Charakteristische dieser ersten Entwicklungsvorgänge ist vielmehr nicht die Hervorbringung irgend welcher frühzeitig determinierter Bildungen, sondern im Gegenteil die Schaffung eines Materials zahlreicher und annähernd gleichartiger Blastomeren, aus dem, wie schon hier bemerkt sein mag, die Differenzierung der einzelnen Organe und Gewebe erst verhältnismäßig spät auf Grund der gegenseitigen Lagebeziehungen der Blastomeren zueinander vor sich geht.

c. Umwandlung der Dotterzellen.

Während der im vorstehenden geschilderten Teilungsvorgänge haben sich inzwischen auch an den Dotterzellen weitgehende, höchst eigentümliche Veränderungen vollzogen, die in dieser Art nur hier in den Sommereiern von *Mesostomum ehrenbergi* zu beobachten sind, sonst aber sich weder bei den Dotterzellen der Wintereier dieser Species, noch bei denen der Sommer- und Wintereier der übrigen von mir untersuchten Arten finden. Es darf dies nicht Wunder nehmen, wenn man bedenkt, daß ja die Unterschiede im Bau der verschiedenen Eiarten vor allem durch die hochgradige Verschiedenheit der Dotterzellen bedingt sind.

Wie bereits auseinandergesetzt, sind die 40—50 Dotterzellen im eben gebildeten Sommerei stets so angeordnet, daß sie die Keimzelle auf der einen Seite ihres Umfanges in einfacher, auf der andern Seite in doppelter Schicht umgeben und zwar derart, daß die äußere der beiden Schichten etwa $^1/_3$ bis $^1/_4$ der gesamten Dotterzellenzahl enthält (Fig. 3). Anfangs sind sämtliche Dotterzellen von mehr oder minder kubischer Gestalt und besitzen ein verhältnismäßig reichliches, ziemlich grob granuliertes, von kleinen Vacuolen durchsetztes Plasma (Fig. 2). Diese gleichartige Beschaffenheit der Dotterzellen bleibt jedoch nur kurze Zeit nach der Bildung des Eies bestehen. Sobald nämlich — kurze Zeit nach dem Anfang des Reifungsprozesses in der Keimzelle — die ersten Umwandlungen an ihnen sich zu vollziehen beginnen, zeigt es sich, daß diese Veränderungen sich in zwei völlig divergenten Richtungen bewegen und sofort eine Unterscheidung der Dotterzellen in zwei verschiedene Gruppen nötig machen. Da diese Trennung der Dotterzellen in zwei Gruppen

mit ihrer Anordnung in zwei Schichten zusammenfällt und sonst kein Grund vorhanden ist, warum die von denselben Organen annähernd zu derselben Zeit erzeugten, in ihrem Bau einander sich völlig gleichenden Zellen ein so verschiedenes Verhalten zeigen sollten, so muß angenommen werden, daß, wie schon oben betont wurde (S. 223), eben diese Anordnung den Anlaß dazu bildet. Es scheint also der Umstand, ob die Dotterzellen mit der Keimzelle in direkter Berührung stehen oder nicht, für ihr späteres Verhalten von ausschlaggebender Bedeutung zu sein.

Betrachtet man zunächst diejenigen Dotterzellen, die in inniger Berührung mit der Keimzelle diese in ihrem ganzen Umfange in einfacher Schicht umgeben und daher alle in gleicher Weise ihrer Beeinflussung direkt zugänglich sind, so erkennt man bei einem Vergleich der Figg. 17 bis 20 auf den ersten Blick, daß die an ihnen sich vollziehenden Veränderungen wesentlich in einer gewaltigen Vermehrung des ihnen ursprünglich (Fig. 2) beigegebenen Vacuoleninhaltes bestehen. Anfangs vermehrt sich in diesen Dotterzellen, für die daher der Name Vacuolenzellen in Anwendung gebracht werden soll, wesentlich die Zahl der Vacuolen (Fig. 17 *v*), während gleichzeitig die Zellgrenzen verschwinden, dann aber nehmen die Vacuolen selbst mehr und mehr an Größe zu (Fig. 18 *v*), wobei das ursprünglich kompakte Plasma der Zellen zu zahlreichen, immer dünner werdenden Lamellen ausgezogen wird, die die einzelnen Vacuolen wabenartig voneinander trennen. Nur in der Umgebung der Kerne, deren anfängliche Gestalt sich dabei zunächst nicht verändert, bleibt jeweils eine größere Plasmaansammlung erhalten. Im Laufe der weiteren Entwicklung wachsen dann die Vacuolen zu immer größeren Dimensionen an (Fig. 19[1]), bis sie schließlich so stark anschwellen, daß die Mehrzahl der sie voneinander trennenden, übermäßig gedehnten Plasmalamellen dem Drucke nicht mehr standhalten, sondern platzen und dadurch veranlassen, daß jeweils mehrere kleinere Vacuolen zu einer einzigen mächtigen Blase zusammenfließen. Den Anfang zu diesem Verhalten zeigt Fig. 19, wo eine (v_1), weitere Fortschritte sodann Fig. 20, wo bereits mehrere derartige große Vacuolen, die der Schnitt teils vollständig (*v*), teils im Anschnitt (v_1) getroffen hat, ausgebildet sind. Das Bild, das die Vacuolenzellenmasse darbietet, ändert sich auf diese Weise vollständig. Während sie vorher ein wabenartiges, feinmaschiges Syncytium vorstellte, in

[1] Man beachte die verschiedene Vergrößerung der Figuren!

das Kerne eingestreut lagen, ohne daß man die Zellen erkennen konnte, zu denen sie gehört hatten, treten jetzt beim Zusammenfließen der kleinen Vacuolen zu großen Blasen (Fig. 20 bis 28 *v*) an diese wieder Kerne heran, so daß man scheinbar wieder einzelne, je eine große Vacuole enthaltende Zellen vor sich hat. Indessen scheint es mir fraglich, ob dabei immer gerade die ursprünglich zu ein und derselben Vacuolenzelle gehörigen Vacuolen sich vereinigt haben, so daß dadurch eine Regeneration der alten Vacuolenzellen aus dem Syncytium bewirkt worden wäre. Ich halte es vielmehr für wahrscheinlicher, daß bei diesem Zusammenfließen der Vacuolen lediglich mechanische Wirkungen maßgebend sind und daß es daher nur ein Zufall sein kann, wenn wirklich einmal eine der großen Blasen genau einer der ursprünglichen Vacuolenzellen entspricht. Die protoplasmatischen Wände der großen Blasen, für die ich jedoch der Einfachheit halber trotzdem den Namen Vacuolenzellen beibehalten möchte, sind meist ganz außerordentlich dünn, ausgenommen sind nur die Stellen, wo die Kerne liegen und wo meist noch einige kleine Vacuolen erhalten bleiben (Fig. 20 *v*). Auch die Kerne erfahren dabei eine wesentliche Veränderung: während sie vorher ungefähr Kugelgestalt hatten (Figg. 17, 18 *v*), werden sie jetzt durch den Druck der Vacuolen zu Scheiben abgeplattet, die außerdem der Krümmung der Blasenwand entsprechend leicht gewölbt sind. Ich verweise hierfür auf Fig. 20 *v* und Fig. 21, wo *a* einen oberflächlichen Schnitt durch die Vacuolenzellenmasse eines etwas älteren Stadiums wie Fig. 20, und *b* den auf dem vorhergehenden Schnitt getroffenen Kern der Vacuolenzelle v_1 (s. Fig. 21 *a*) darstellt.

Ein ganz anderes Verhalten als die Vacuolenzellen zeigen dagegen diejenigen Dotterzellen, die an der einen Seite des Eiumfanges die äußere der beiden Dotterzellenlagen bilden, mithin nicht in direkter Berührung mit der Keimzelle stehen. Demzufolge unterliegen sie auch nicht dem Vacuolisierungsprozeß, der die Vacuolenzellen kennzeichnet, sondern werden im Gegenteil unter allmählichem Schwinden ihrer eignen Vacuolen durch den aus dem allmählichen Anschwellen der Vacuolenzellen resultierenden Druck abgeplattet, so daß sie unter Verlust ihrer gegenseitigen Grenzen zu einer gegen diese mit einer feinen Grenzlinie sich absetzenden, epithelartigen Schicht sich zusammenschließen, wie die Figg. 17 und 18 (*h*) zeigen. Die letztgenannte Figur (18) läßt gleichzeitig, da der Schnitt die äußere Dotterzellenkappe — ähnlich wie in Fig. 3 — senkrecht getroffen hat, die Neigung dieser epithelartigen Schicht (*h*) erkennen, sich unter zunehmender Abplattung mehr und mehr über den ganzen Umfang

des Eies auszubreiten. Indem dies geschieht — wobei gleichzeitig auch die anfangs noch rundlichen und nach innen buckelartig sich vorwölbenden Kerne (Fig. 18) allmählich mehr und mehr abgeplattet werden —, entsteht schließlich eine vollkommen zusammenhängende, einheitliche Membran (Figg. 19 bis 23 *h*), die, der Innenseite der Eihaut (*s*) dicht anliegend, das ganze Ei umgibt und daher mit dem Namen Hüllmembran bezeichnet werden soll.

Die soeben geschilderten Verhältnisse sind auch an den lebenden Sommereiern ziemlich gut erkennbar, so daß man an ihnen die aus den Schnitten gewonnenen Resultate hinreichend kontrollieren kann. Auch SCHNEIDER (1873), der als einziger bisher sich mit den Sommereiern von *Mesostomum ehrenbergi* näher beschäftigt hat, hebt hervor, daß »die Durchsichtigkeit der Sommereier erlaubt, die Veränderungen der (Dotter-)Zellen während dieser Zeit zu verfolgen. Anfangs umgeben sie das Eichen wie ein dickes Epithel. Bald aber nehmen sie Flüssigkeit auf und bilden große Vacuolen, welche aber nur nach der Mitte zu liegen. Nach außen unter der Eihaut bildet die Substanz der Zellen eine ununterbrochene Schicht.« Wie aus diesen Sätzen hervorgeht, hat also bereits SCHNEIDER einiges von den zur Differenzierung der Dotterzellen in Hüllmembran und Vacuolenzellen führenden Vorgängen beobachtet.

In den Stadien der Figg. 19 und 20 sind ferner schon die Anfänge weiterer Entwicklungsvorgänge erkennbar, die nochmals das Aussehen der Sommereier gänzlich verändern. Man sieht, daß die Umwandlung der wabenartigen Vacuolenzellen in den Blasenzustand nicht gleichmäßig im ganzen Umfang der Embryonalanlage erfolgt, sondern nur an einer Seite, die ich in den Figuren nach oben gestellt habe. Auf der andern Seite dagegen nähern sich die Blastomeren der Embryonalanlage — wohl infolge eines durch raschere Teilungen bedingten einseitigen Wachstums — mehr und mehr der Hüllmembran und verdrängen dabei die ursprünglich zwischen dieser und ihnen gelegenen Vacuolenzellen, indem sie sie seitlich in die Höhe schieben. Ob ihnen dabei nicht auch einzelne dieser Vacuolenzellen (Figg. 19, 20 v_2) zum Opfer fallen, mag dahingestellt bleiben; für die Mehrzahl derselben kann das jedoch mit Bestimmtheit in Abrede gestellt werden, da man die Vacuolenzellen später, wenn sie vollständig aus der unteren Eihälfte verdrängt sind (Fig. 23, 25), nicht mehr wie ursprünglich in einfacher, sondern in zwei oder drei Schichten über der Embryonalanlage liegend antrifft. Bei einem Vergleich der Figg. 23 und 25 mit den vorausgegangenen Stadien (Figg. 19, 20)

wird unmittelbar klar, wie außerordentlich stark das gesamte Bild der Sommereier durch diese auf verhältnismäßig einfachen Wachstumsverhältnissen beruhenden Umlagerungen verändert wird. Embryonalanlage und Vacuolenzellenmasse sind nach Ablauf derselben vollkommen voneinander geschieden, erstere nimmt der Hüllmembran dicht anliegend die untere, kleinere (Fig. 25) Eihemisphäre ein, letztere erfüllt mit ihren großen Vacuolenzellen den ganzen übrigen Raum des Eies (Vacuolenzellenhemisphäre). Diese Bilder sind es, die wohl den meisten Untersuchern, die jemals Exemplare von *Mesostomum ehrenbergi* mit Sommereiern unter dem Mikroskop beobachtet haben, bekannt sind, da die großen durchsichtigen Blasen der Vacuolenzellen diesen ein ebenso auffallendes wie charakteristisches Aussehen verleihen.

Wie die neben den Figuren regelmäßig angegebenen Vergrößerungszahlen beweisen, sind die im vorstehenden geschilderten Vorgänge von einer ganz außerordentlichen Größenzunahme der ganzen Eier begleitet. Ist doch der Durchmesser des Eies von 0,06—0,08 mm zur Zeit seiner Bildung im Stadium der Figg. 19 und 20 bereits auf 0,1—0,15 mm und in dem der Figg. 23—25 auf mehr als 0,2 mm angewachsen. Es kann, wie sich aus den Figuren ohne weiteres ergibt, keinem Zweifel unterliegen, daß diese Größenzunahme in erster Linie auf Rechnung der Vacuolenzellen zu setzen ist, die, wie ja schon Schneider (vgl. S. 235) hervorgehoben hat, durch Aufnahme von Flüssigkeit in ihre Vacuolen mehr und mehr sich vergrößert haben. Mit dem Stadium der Figg. 23—25 ist aber dies Anwachsen der Vacuolenzellen noch keineswegs beendet; vielmehr bewirkt es, daß der Durchmesser der Sommereier in den Stadien der Figg. 27—37 weiter auf 0,25—0,3 mm steigt und erst mit ungefähr 0,4 mm (Fig. 38), also mit etwa dem Sechsfachen seiner ursprünglichen Länge schließlich sein Maximum erreicht. Im ganzen wird somit dadurch das Volumen des Eies um mindestens das 200fache vergrößert!

Gleichzeitig führt dies kolossale Anschwellen der Vacuolenzellen eine gewaltige Ausdehnung der das Ei umgebenden Hüllen herbei. Die Eihaut wird schon sehr bald ganz außerordentlich dünn, weshalb ich sie in den auf Fig. 18 folgenden Figuren nicht mehr mitgezeichnet habe; in gleicher Weise wird auch die Hüllmembran überaus stark gedehnt, so daß ihr Vorhandensein schließlich nur noch aus ihren Kernen, die mehr und mehr abgeplattet werden (Figg. 20, 23, 30, 33, 37 *h*), zu diagnostizieren ist. Aber auch die Vacuolenzellen selbst werden durch die Vergrößerung ihres Vacuoleninhaltes allmählich

verändert. Anfangs sind sie, wie Fig. 22, ein Querschnitt durch eine Vacuolenzellenhemisphäre, und ebenso auch die nach dem Leben gezeichneten Figg. 24—27 zeigen, noch ungefähr kuglig; bei weiterem Anwachsen der in ihnen enthaltenen Vacuolen werden sie jedoch mehr und mehr gegeneinander abgeplattet (Figg. 28, 29), so daß sie schließlich eine fast polyedrische Gestalt erhalten, die auf den Schnitten (Figg. 23, 36) noch schärfer ausgeprägt erscheint, als am lebenden Ei selbst zu beobachten ist. Gleichzeitig werden ihre Wände dabei außerordentlich verdünnt und zerreißen daher beim Schneiden außerordentlich leicht, weshalb man besonders in den älteren Stadien auf den Schnitten vielfach nur geringe Reste (Figg. 31, 33, 35, 37 *v*) von ihnen antrifft. Durch den von den Vacuolen ausgeübten Druck werden ferner ihre Kerne, die ursprünglich keinerlei bestimmte Lage besitzen (Figg. 20, 22, 24—27), mehr und mehr nach den Ecken zu verdrängt (Figg. 23, 36), an denen die Vacuolenzellen zusammenstoßen, und hier unter Verlust ihrer Scheibengestalt zu kleinen rundlichen Körpern zusammengepreßt, die schließlich degenerieren, indem sie ihre Struktur verlieren und dadurch zu intensiv sich färbenden und stark lichtbrechenden, vollkommen homogenen Kugeln werden (Figg. 35—37 *v*). Als Abnormität muß noch erwähnt werden, daß in seltenen Fällen die Vacuolisierung einzelner Dotterzellen unterbleiben kann. Diese Zellen, die man mitunter noch in relativ späten Stadien (Fig. 23 v_1) findet, zeigen alsdann sowohl nach der Beschaffenheit ihres Plasmas wie ihres Kerns vollkommen das ursprüngliche Aussehen der Dotterzellen, nur in vergrößertem Maßstabe.

3. Entwicklungsvorgänge bis zur Bildung des Embryos.

Die bisher geschilderten Entwicklungsvorgänge haben gezeigt, daß durch den Teilungsprozeß die Keimzelle in einen Haufen zahlreicher Blastomeren (Embryonalanlage) zerlegt wird, an dem weder die Differenzierung von Keimblättern noch sonst irgendwie determinierter Bildungen zu erkennen ist. Anfangs ist diese Embryonalanlage inmitten des Eies rings von Vacuolenzellen umgeben gelegen (Figg. 18, 19). Da aber ihre Zellen infolge rascherer Teilungen an der einen Seite des Eies die zwischen ihnen und der Hüllmembran gelegenen Vacuolenzellen nach und nach verdrängen, während gleichzeitig auf der andern Seite die Vacuolenzellen durch Vermehrung ihres Flüssigkeitsgehaltes außerordentlich anschwellen (Fig. 20), erhält sie allmählich eine mehr und mehr exzentrische Lage, bis sie schließlich an der einen Seite des Eies der Hüllmembran direkt anliegt

(Figg. 23, 25). Das Ei ist alsdann in einer äußerst charakteristischen Weise polar differenziert: die eine — kleinere (Fig. 25) — Hälfte des Eies, die mit Rücksicht auf die weitere Entwicklung schon jetzt als die ventrale bezeichnet werden kann, wird ausschließlich von der Embryonalanlage eingenommen, die andre dorsale Hemisphäre wird vollständig von den Vacuolenzellen ausgefüllt (Vacuolenzellenhemisphäre). Ob diese polare Differenzierung mit der schon früher geschilderten Polarität des Eies unmittelbar nach seiner Bildung, wie sie durch die anfängliche Anordnung der Dotterzellen bedingt wurde (Fig. 3, vgl. S. 223), oder mit der Polarität der Keimzelle, wie sie in den ersten inäqualen Teilungen derselben zum Ausdruck kam (vgl. Fig. 17), zusammenhängt, muß ich dahingestellt sein lassen. Es ist mir nicht gelungen, die eine auf die andre zurückzuführen.

Wenn dies Stadium erreicht ist, die Embryonalanlage also an der einen Seite ihres Umfangs mit der Hüllmembran in direkter Berührung steht, stellen die meisten Zellen ihre raschen Teilungen ein, so daß auf den Schnitten wiederum die ruhenden Kerne vorherrschen (Fig. 23). Die Mehrzahl der Blastomeren scheint nach der Größe ihrer Kerne zu urteilen, von annähernd gleicher Größe zu sein. Nur dorsalwärts, an der den Vacuolenzellen zugekehrten Seite der Embryonalanlage finden sich in der Regel noch größere Zellen in beträchtlicherer Anzahl (Figg. 23, 30), was jedoch nicht Wunder nehmen kann, da, wie schon hervorgehoben, die ventralen Blastomeren sich rascher geteilt haben. Gleichzeitig verschwinden die Grenzen der einzelnen Blastomeren, die bis dahin gut erkennbar waren, so gut wie vollständig und rufen dadurch den Eindruck hervor, als ob die Embryonalanlage in einen syncytialen Zustand übergegangen wäre. Tatsächlich aber stellt dieses Fehlen der Zellgrenzen, das mich längere Zeit, — so lange ich mich nur auf die an meinen Schnitten gemachten Befunde stützte —, irregeführt hat, nur eine Folge der Konservierung dar, die das zwischen den dichtgedrängten, großen und intensiv gefärbten Kernen liegende, spärliche Plasma der Blastomeren ineinander fließen läßt. Dagegen läßt sich durch Beobachtung lebender Eier mit Sicherheit feststellen, daß alle Blastomeren während der ganzen Entwicklung deutlich gesondert bleiben.

Nachdem dergestalt der eigentliche Teilungsprozeß sein Ende gefunden hat, vollziehen sich an der Embryonalanlage durch scheinbar äußerst geringfügige Veränderungen sehr wichtige Sonderungen, die 1) die Herstellung der bilateralen Symmetrie, 2) die erste Anlage der künftigen Organe und 3) durch Differenzierung

der Epidermis die Ausbildung des Embryos (im Gegensatz zur Embryonalanlage) herbeiführen.

a. Herstellung der bilateralen Symmetrie.

Die bilaterale Symmetrie der Embryonalanlage wird dadurch herbeigeführt, daß sich ihre Blastomeren, nachdem ihre regen Teilungen aufgehört haben, in einer ganz bestimmten Weise anordnen, derart nämlich, daß der ganze Zellenhaufen in zwei annähernd symmetrische Hälften zerfällt. Die Ebene, in der diese Sonderung erfolgt, verläuft durch die Dorsoventralachse des Eies und bildet die Medianebene des künftigen Embryos. Betrachtet man ein lebendes Ei dieses Stadiums von der Dorsalseite her (Fig. 24), so erkennt man durch die durchscheinende Vacuolenzellenhemisphäre hindurch die vollzogene Sonderung daran, daß die Embryonalanlage (*e*) scheinbar durch einen in der Richtung der Medianebene verlaufenden, feinen Längsspalt in eine rechte und eine linke Hälfte zerlegt wird. An beiden Enden der durch den scheinbaren Spalt gekennzeichneten Längsachse ist die Embryonalanlage leicht eingeschnitten; außerdem läuft sie nach dem einen Ende derselben — das, wie sich zeigen wird, das künftige Vorderende darstellt (in der Fig. links) — etwas stumpfer zu als nach dem andern, wie auch aus der in Fig. 25 gezeichneten Seitenansicht eines ähnlichen Stadiums zu erkennen ist.

Nimmt man Querschnittsbilder zu Hilfe (Fig. 23)[1], so erkennt man, daß die in der Totalansicht so deutlich erscheinende symmetrische Sonderung der Embryonalanlage nicht durch ein vollständiges Auseinanderweichen in zwei Teile, sondern vielmehr nur durch eine überaus gleichmäßige Anordnung der Kerne ihrer Zellen zu beiden Seiten der Medianebene bewirkt wird. Ein wirklicher Längsspalt ist dagegen so wenig vorhanden, daß man aus Schnitten, die nicht genau senkrecht zur Sagittalebene gefallen sind — in denen daher diese symmetrische Anordnung der Kerne nicht zum Ausdruck kommt — überhaupt nichts von der bilateralen Sonderung der Embryonalanlage wahrnehmen kann, was nicht der Fall sein könnte, wenn zwischen den beiden Hälften eine regelrechte Trennung zustande käme. Gleichzeitig erklärt sich hierdurch, daß ich früher (vgl. meine

[1] Der in dieser Figur dargestellte, mit Rücksicht auf das bereits beschriebene Verhalten der unvacuolisiert gebliebenen Dotterzelle v_1 ausgewählte Querschnitt ist zwar senkrecht zur Sagittalebene, aber etwas schief zur Dorsoventralachse des Eies (vgl. die Pfeile in Fig. 25) ausgefallen, so daß er das Größenverhältnis zwischen Embryonalanlage und Vacuolenzellenhemisphäre nicht richtig darstellt.

vorläufige Mitteilung, 1899) mangels wirklich exakter Querschnitte übersehen habe, daß diese frühzeitige Ausbildung der bilateralen Symmetrie der ersten Organanlage vorausgeht und nicht, wie ich damals schrieb, erst durch sie veranlaßt wird.

b. Bildung der ersten Organanlagen.

Die ersten Anfänge der die Organbildung einleitenden Vorgänge, die dem die Bilateralität der Embryonalanlage herbeiführenden Sonderungsprozeß außerordentlich ähnlich sind, sind wiederum am ganzen Ei bei Betrachtung von der Dorsalseite her ziemlich gut zu erkennen (Fig. 26). Innerhalb der Embryonalanlage (*e*) sondert sich nämlich eine größere Zellenmasse von ihrer Umgebung ab und bildet einen annähernd kugligen Haufen (*ph*), der ungefähr in der Mitte gelegen, aber etwas mehr dem stärker eingekerbten Hinterende der Embryonalanlage genähert ist. Infolgedessen ist der nur wenig eingebuchtete, vor der zentralen Zellenanhäufung gelegene Abschnitt der Embryonalanlage schon an und für sich mächtiger als der hinter ihr gelegene; gleichzeitig aber findet in ihm — was allerdings in der Totalansicht nicht deutlich hervortritt — außerdem noch eine Ansammlung von Zellen statt, die entsprechend der bilateral-symmetrischen Anordnung der Zellen zu beiden Seiten der Medianebene paarig ist und daher die Bildung zweier symmetrischer Zellenanhäufungen zur Folge hat, die vor der zentralen Zellenansammlung (*ph*) zu beiden Seiten der Medianebene gelegen sind (Fig. 26*gh*, *gh*).

Viel klarer werden die geschilderten Verhältnisse an der Hand von Schnitten, besonders wenn man dazu ein wenig ältere Stadien wählt, in denen die eben beschriebenen Sonderungen schon vollständig beendet sind. Dabei ist es mit Rücksicht auf die gegenseitigen Lagebeziehungen dieser Sonderungen vorteilhaft, sich nicht nur ausschließlich exakter Sagittal- oder Frontalschnitte zu bedienen, — die zu zwei Hauptebenen des Embryos senkrecht stehen — sondern vor allem auch solcher, die nur eine dieser Hauptebenen senkrecht treffen, zu der zweiten aber um ein geringes geneigt sind, wie dies z. B. in den Fig. 30 und 31 der Fall ist. Die erstgenannte Figur stellt einen etwas schief zur Längsachse der Embryonalanlage geführten Sagittalschnitt dar, dessen Richtung durch die in Fig. 26 mit den Ziffern 30 bezeichneten Pfeile angedeutet ist. Fig. 31 gibt einen schiefen Frontalschnitt durch eine Embryonalanlage desselben Alters wieder; seine Schnittrichtung wird von den mit den Ziffern 31 bezeichneten Pfeilen in Fig. 30 angegeben.

Dem Verlauf des Schnittes entsprechend findet man in Fig. 30 zuerst die rechte der in Fig. 26 mit *gh* bezeichneten paarigen Zellenanhäufungen (Fig. 30 *gh*) und dahinter die zentrale kuglige Zellenmasse (*ph*) getroffen. Fig. 31 dagegen zeigt die paarigen Verdickungen beide (*gh*, *gh*) getroffen und zwischen ihren nach hinten und unten sich fortsetzenden Ausläufern (*ln*) eingeschlossen den Anschnitt der zentralen Anhäufung (*ph*). Innerhalb der mit *gh* bezeichneten paarigen Verdickungen erkennt man in beiden Figuren eine feingranulierte helle Masse, deren Ausbildung in den am meisten zentral gelegenen Zellen beginnt und sich von hier konzentrisch ausbreitet, wobei die Kerne der Zellen anscheinend zugrunde gehen, eine Zeitlang aber noch, besonders in den peripheren Partien, ganz schwach gefärbt sichtbar bleiben (Fig. 31). Aus dem Vorhandensein dieser feingranulierten Massen, die in ihrer ganzen Erscheinung der für das Zentralnervensystem zahlreicher niederer Tiere charakteristischen sog. Leydigschen Punktsubstanz entsprechen, ergibt sich unmittelbar, daß die beiden vorderen Zellenanhäufungen als die paarige Anlage des Gehirns aufzufassen sind. Die Richtigkeit dieser Deutung zeigt sich bald darauf, indem in den folgenden Stadien die beiden Punktsubstanzen bei weiterer Ausbreitung ineinanderfließen und beide Ganglien dadurch zu einer einheitlichen Bildung verschmelzen, die sich auf das deutlichste als das Hirn des späteren Embryos kennzeichnet (Fig. 35 *gh*).

Nicht so einfach ergibt sich die Deutung der zentralen kugligen Zellenanhäufung, die in Fig. 26 mit *ph* bezeichnet ist. Betrachtet man ihr Schicksal in den folgenden Stadien, so findet man, daß sich zunächst an ihrem hinteren Ende ein schmaler, sichelförmig gebogener Streifen absondert (Figg. 27, 29 *gn*), der eine Anzahl größerer durch ihre in mitotischer Teilung begriffenen Kerne ausgezeichneten Zellen enthält (Fig. 30 *gn*). Seine Bedeutung wird erst bei einem Vergleich mit noch älteren Stadien (Figg. 33, 37, 38 *gn*) klar, indem er sich hier als die Anlage des Geschlechtsapparates darstellt, während die übrige kuglige Masse *ph* sich als die Anlage der künftigen Schlundmuskulatur erweist. Schlundmuskulatur- und Genitalanlage werden also zuerst durch einen gemeinsamen Sonderungsvorgang als einheitliche Anlage aus der übrigen Masse der Embryonalanlage herausdifferenziert (Fig. 26 *ph*) und dann erst in getrennte Anlagen für jeden der beiden Organkomplexe gesondert (Figg. 27, 29, 30 *ph* und *gn*).

c. Differenzierung der Epidermis.

Am auffälligsten erscheint bei den bisher geschilderten Entwicklungsvorgängen wiederum — wie bei dem Teilungsprozeß — wohl das gänzliche Fehlen auch der geringsten Andeutung einer Keimblätterbildung. Mit der Unterdrückung dieser Primitivorgane mag es daher wohl auch zusammenhängen, daß bisher noch keinerlei Spuren einer Anlage der Epidermis und des Darmes zu erkennen waren, also jener Organe, die bei den Embryonen andrer Tiere nach der Bildung der Keimblätter gerade zuerst in Erscheinung zu treten pflegen. Erst jetzt, in diesem verhältnismäßig späten Stadium der Entwicklung, beginnt die Anlage der äußeren Hautbedeckung, während die Bildung des Darmes noch viel längere Zeit auf sich warten läßt.

Die Bildung der Epidermis erfolgt auf Kosten der am meisten peripher gelegenen Zellen der Embryonalanlage, indem diese sich allmählich von den übrigen Zellen etwas absondern und zu einer epithelialen Schicht anordnen und zusammenschließen. Die ersten Ansätze zu einer derartigen Anordnung der peripheren Zellen können vielleicht schon in Stadien wie Fig. 23 erblickt werden, einen deutlichen Anfang der Epithelbildung erkennt man jedoch erst in dem Stadium der Figg. 30 und 31 (*ep*). Dabei ist vor allem als bemerkenswert hervorzuheben, daß die das Epithel bildende Schicht mit der Hirnanlage in engstem Zusammenhang steht, was besonders aus dem Schnitt der Fig. 30 zu erkennen ist. Hier haben sich an der Vorderseite der Embryonalanlage nach oben hin bereits zwei deutliche Epithelzellen (*ep*) differenziert, während die zunächst ventralwärts davon gelegenen Zellen noch keilförmig zwischen die Zellen des Hirnganglions hineinragen, so daß schwer zu entscheiden ist, ob man sie noch zu diesem oder schon zum Epithel zu rechnen hat. Man findet ferner stets die erste deutliche Epithelbildung in der Gegend der Hirnganglien, so daß von hier aus der Anstoß zu seiner Differenzierung auszugehen scheint. Demgemäß würde sich der paarigen Hirnanlage entsprechend auch das Epithel paarig anlegen müssen, was allerdings bei der Schnelligkeit, mit der sich die Epithelbildung vollzieht, hier nur schwierig festzustellen ist. Immerhin sprechen eine Reihe von Beobachtungen dafür, wie z. B. der in Fig. 27 abgebildete Fall, wo die paarige Anlage des Epithels (*ep*) über den beiden Hirnganglien (*gh*) sich dadurch zu erkennen gibt, daß der Kern einer Hüllmembranzelle (*h*) sich zwischen beiden Epithelanlagen stark ins Innere vorbuchtet und gleichzeitig die einander zugekehrten

beiden freien Epithelenden, die nicht miteinander in Verbindung stehen, dadurch nach innen drängt. Ich habe des öftern Hüllmembranzellenkerne in dieser charakteristischen Lage gefunden und neige mit Rücksicht auf die weiter unten zu beschreibenden Befunde bei den andern Mesostomeen, bei denen die paarige Anlage des Epithels vollkommen klar und deutlich in Erscheinung tritt, dazu, ihr eine gewisse typische Bedeutung zuzusprechen.

Wie schon bemerkt, geht die Sonderung des Epithels bei *Mesostomum ehrenbergi* äußerst rasch vor sich, so daß sehr bald eine einheitliche Epithelschicht vorhanden ist, die die ganze Ventralfläche der Embryonalanlage überkleidet (Fig. 33 *ep*). Diese hat dann, um mich eines schon in meiner vorläufigen Mitteilung (1899) angewandten Vergleiches zu bedienen, die Gestalt einer Schüssel, was besonders gut bei Betrachtung eines ganzen Eies von der Seite her zu erkennen ist (Fig. 28). Näher wird dies noch durch die plastisch gehaltene schematische Zeichnung in Fig. 28*a* erläutert, die die ventrale Partie eines solchen Eies darstellt, von dem der größere obere Teil durch einen etwas schrägen Frontalschnitt (in der Höhe der in Fig. 28 eingezeichneten Pfeile) abgetragen worden ist. Die periphere Wand der Schüssel, die wesentlich durch die ventrale Epithelschicht und ein bis zwei Lagen noch undifferenzierter Zellen der Embryonalanlage (vgl. den Sagittalschnitt in Fig. 33) gebildet wird, ist nach vorn zu erheblich verdickt durch die beiden bereits miteinander verschmolzenen Hirnganglien (*gh*). In der übriggebliebenen Höhlung steckt als kugliger Pfropf die Anlage des Schlundes (*ph*) und dahinter der sichelförmig gebogene Streifen der Genitalanlage (*gn*). Der Rest des freien Raumes enthält noch einzelne locker gelagerte, undifferenzierte Zellen, und über dem Ganzen ruht, um wieder zur Betrachtung der Totalansicht (Fig. 28) zurückzukehren, der Komplex der Vacuolenzellen (*v*), mit der Embryonalanlage durch die Hüllmembran *h* und die (in der Figur nicht gezeichnete) Eihaut zusammengehalten.

Die Zellen des Epithels haben in diesem Stadium eine noch als kubisch zu bezeichnende Gestalt, da ihr Breitendurchmesser (etwa 0,015 – 0,017 mm) kaum das Doppelte des Höhendurchmessers (etwa 0,008 – 0,009 mm) beträgt. Ihre Plasmaleiber sind — im Gegensatz zu denen der übrigen Zellen der Embryonalanlage — stets sehr deutlich zu erkennen und erscheinen auf Flächenschnitten als höchst zierlich und regelmäßig angeordnete Fünf- oder Sechsecke, in deren Mitte sich die großen rundlichen, nur selten stumpf gelappten und infolge ihres reichlichen, ziemlich grobkörnigen Chromatingehalts sich stark tingierenden

Kerne befinden. Aus Schnitten erkennt man bei stärkerer Vergrößerung (Fig. 34 *ep*), daß die Zellen mit ihrer nach außen gerichteten Oberfläche sich buckelartig gegen die zu einem äußerst zarten Häutchen ausgedehnte Hüllmembran (*h*) vorwölben und deren Kerne dabei eigentümlich eindrücken, so daß diese mit kleinen Zacken zwischen die Vorwölbungen der Epithelzellen eingreifen.

Die dergestalt gebildete Epithelschicht enthält aber, obwohl sie zunächst die Embryonalanlage dorsalwärts nirgends überschreitet (vgl. Figg. 28, 33 und 34), bereits das Material für die gesammte Hautbedeckung des künftigen jungen Tieres. Trotz genauen Zusehens habe ich niemals einen Nachschub von andern Zellen wahrnehmen können, die sich etwa an die bereits gebildeten Epithelzellen angelagert hätten, um an der dorsalen Überkleidung des Embryos teilzunehmen. Auch Teilungen der einmal differenzierten Epithelzellen habe ich in keiner Weise zu Gesicht bekommen. Vielmehr wird die Bildung der dorsalen Hautschicht des Embryos ausschließlich von der bereits gebildeten Epithelschicht besorgt, indem deren Zellen sich mehr und mehr abplatten und auf diese Weise eine immer größere Oberfläche bedecken. Es ergibt sich dies aus den Bildern der folgenden Stadien (Figg. 36, 37 *ep*) auf das deutlichste, insbesondere ersieht man aus Fig. 36, wie sich das Epithel infolge der Abplattung seiner Zellen allmählich der Hüllmembran folgend mehr und mehr nach der Dorsalseite des Eies hinaufgeschoben hat. Auf die Weise wird schließlich eine zusammenhängende Hautschicht gebildet (Fig. 37), die sich bald darauf mit Wimpern bedeckt (Fig. 38).

Außerordentlich merkwürdig und auffällig ist bei diesen Vorgängen der Umstand, daß nicht nur die Embryonalanlage, sondern gleichzeitig auch die Vacuolenzellen dorsal von der Epidermis umwachsen werden Es haben also an dem Aufbau des Embryos, von dem erst jetzt, nach vollendeter Bildung der Haut, die Rede sein kann, nicht nur die Embryonalanlage, sondern auch die Vacuolenzellen, die doch als Produkte des Dotterstocks eigentlich für den Embryo fremde Elemente darstellen — fürs erste wenigstens — Anteil. Dies Verhalten steht insofern einzig da, als in allen übrigen Fällen im Tierreich, wo der Eizelle Dotterzellen beigegeben sind, diese entweder außerhalb des Embryos liegend von diesem allmählich resorbiert werden (Trematoden, Cestoden), oder aber, wenn sie schon ins Innere des Embryos gelangen sollen, wie Nahrungsbissen durch einen Schluckakt des Embryonalpharynx hineinbefördert werden (Tricladen).

4. Entwicklung des Embryos zum jungen Wurm.

a. Ausbildung der einzelnen Organe.

Die weiteren Entwicklungsvorgänge, die sich im Embryo abspielen und zum Teil schon während der Bildung der Epidermis ihren Anfang genommen haben, betreffen die Ausbildung der einzelnen Organe und zwar zunächst derjenigen, deren erste Anlagen bereits im vorigen Abschnitt beschrieben worden sind.

Hirn, Nervensystem und Augen. Wie bereits berichtet, wird das Hirn sehr bald nach der Sonderung seiner paarigen Anlage (Fig. 31 *gh*), durch Verschmelzung der beiden Ganglien zu einer einheitlichen Bildung. Nach der Vereinigung weist nur noch eine mediane Einschnürung, die als rinnenartige Furche sowohl auf der dorsalen (Fig. 29 *gh*), wie auf der ventralen Seite erhalten bleibt und auch beim erwachsenen Tier deutlich zu erkennen ist, auf seine paarige Entstehung hin, die ja auf Grund vergleichend anatomischer Untersuchungen schon seit langem angenommen wurde. Wenn allerdings v. Graff in seiner Monographie (1882, S. 110) die Längsnerven als das Primäre hinstellt, »aus deren Anschwellung und Verschmelzung das Gehirn hervorgeht,« so kann ich mich dieser Ansicht, mag sie auch phylogenetisch nicht unbegründet sein, hier für den speziellen Fall nicht anschließen. Zwar zeigt sich die Anlage der beiden Längsnervenstämme schon sehr frühzeitig, noch vor der Verschmelzung der beiden Hirnganglien, in Gestalt zweier von diesen nach hinten und ventralwärts sich erstreckender Zellenstränge (Fig. 31 *ln*), aber dieselben erscheinen doch eher als Ausläufer der Ganglien, aus denen sie, nach der Anordnung ihrer Kerne zu schließen, scheinbar hervorsprossen. Außerdem kommt die Fasermasse, wie die Punktsubstanz beweist, zuerst in den beiden Hirnganglien zur Ausbildung, während die Längsnervenanlagen zunächst noch rein zellig bleiben. Ihre Umwandlung zu echten Nerven durch Differenzierung von Fibrillen innerhalb ihrer Zellen erfolgt vielmehr erst nach der Bildung des einheitlichen Gehirns (Fig. 35, 37, 39 *ln*); gleichzeitig wird schon in diesen Stadien die zuerst von Schneider (1873) beschriebene Kommissur der beiden Längsnervenstämme unmittelbar hinter dem Pharynx angelegt.

Etwas später als die beiden nach hinten ziehenden Längsnervenstämme treten die beiden das Vorderende des Tieres versorgenden Hauptnervenstämme auf, was leicht verständlich ist, wenn man bedenkt, daß ursprünglich das Hirn ja direkt mit der Epidermis in Zusammenhang steht (Fig. 30) und auch nach der Verschmelzung der

beiden Hirnganglien und vollständiger Ausbildung der beiden hinteren Längsnerven noch längere Zeit dicht unter ihr gelegen bleibt (Figg. 33, 37). In diesen Stadien findet man alsdann auf Frontalschnitten die Anlage der beiden vorderen Nervenstämme als zwei rein zellige Ausläufer der vorderen lateralen Hirnabschnitte, die keilförmig, mit ihrer breiten Basis dem Hirn aufsitzend, dem Vorderende des Körpers zustreben. Als eigentliche Nervenstämme stellen sie sich erst dar, nachdem das Hirn weiter in die Tiefe verschoben ist[1] (Fig. 38, 39, 40 *vn*). Sie zeigen alsdann schon ihre definitive Ausbildung, indem sie sich je in zwei Äste gabeln (Fig. 39 *vn*), von denen, wie zuerst LEUCKART (1852) vom erwachsenen Tier beschrieb, der innere ausschließlich die Körperspitze, der letztere dagegen die Seitenwände des Vorderendes innerviert. v. GRAFF (1882) hat die vorderen Hauptnerven von *Mesostomum ehrenbergi* als eine direkte Fortsetzung der hinteren Längsnervenstämme über die Hirnanschwellung hinaus angesehen und demgemäß denen der übrigen Rhabdocöliden gegenübergestellt, bei denen die Längsstämme im Gehirn endigen und das vordere Körperende durch sekundäre Äste desselben innerviert wird. Wie die Entwicklung lehrt, ist diese Unterscheidung, zu der v. GRAFF durch die Stärke und die Lagebeziehungen der beiden vorderen Nerven von *Mesostomum ehrenbergi* veranlaßt wurde, nicht aufrecht zu erhalten, sondern vielmehr das gleiche Verhalten hier wie bei den übrigen Rhabdocöliden anzunehmen.

Außer den bisher erwähnten beiden (vorderen und hinteren) Hauptnervenpaaren, die schon seit langem bekannt sind, hat FUHRMANN (1894) noch zwei weitere Nervenpaare beschrieben, die sich seitlich — und zwar ventral und dorsal je ein Paar — vom Gehirn abzweigen. Ihre Anlage findet sich schon in sehr frühen Stadien, sehr bald nach Verschmelzung der beiden Ganglien zum unpaaren Hirn, in Gestalt zweier kurzer seitlicher Ausläufer desselben, die von Anfang an Fibrillenbildung zeigen (Fig. 35 *sn*). Jederseits ist jedoch nur ein einziger derartiger Nervensproß nachzuweisen, so daß die beiden seitlichen Nervenpaare, die FUHRMANN beschreibt, aus einer einheitlichen, erst sekundär sich teilenden Anlage hervorgehen. Mit Rücksicht auf die Genese darf also bei *Mesostomum ehrenbergi* nicht von vier Hauptnervenpaaren (FUHRMANN) gesprochen werden, sondern nur von dreien: einem vorderen und einem hinteren Längsnervenpaar, sowie von einem seitlichen Nervenpaar.

---

[1] Vgl. hierzu das auf S. 255 Gesagte.

Es erübrigt noch die Entstehung der Augen kurz zu betrachten, die beim erwachsenen Tier innerhalb der vorderen Ganglienzellenmasse des Gehirns etwas vor und dorsal von der zentralen Punktsubstanz gelegen sind. Wie FUHRMANN (1894) zuerst beschrieben hat, werden die beiden Augen durch einen breiten Faserbalken verbunden, der den vordersten Abschnitt der LEYDIGschen Punktsubstanz quer durchsetzt und an ihren vorderen dorsalen Seitenkanten nach vorn umbiegt. Die Ausbildung dieses Faserzuges mit seinen seitlich nach vorn und dorsal umbiegenden Ausläufern geht der Differenzierung des Auges selbst voraus, wie aus den Schnitten der Figg. 35 und 37 (*aun*) ersichtlich ist. Erst in den darauf folgenden Stadien findet man die Augen selbst gebildet (Figg. 38, 39, 40 *au*) und zwar bestehen sie aus einem zelligen Pigmentbecher, dessen feinkörniges Pigment in den Schnitten bräunlichgelb erscheint, und aus einer von ihm umschlossenen Sehzelle (Fig. 40 *sz*), die an ihrer hinteren, dem Pigment zugekehrten Seite eine Stiftchenkappe (HESSE, 1897) trägt, nach vorn aber mit dem eben beschriebenen Faserzug in Verbindung steht. Die Differenzierung dieser Bildungen erfolgt ausschließlich innerhalb der Zellen der Hirnanlage, wie aus der Betrachtung der Figuren ohne weiteres hervorgeht.

Schlundapparat. Gleichzeitig mit den eben geschilderten Vorgängen am Nervensystem vollzieht sich die endgültige Ausbildung des Pharyngealapparates, von dem die Darstellung bisher nur die Entwickelung eines Bestandteiles, der Anlage der Schlundmuskulatur, kennen gelehrt hatte. Zu dieser, einen soliden kugligen Zellenhaufen im Innern des Embryos darstellenden Bildung (Fig. 30 *ph*) gesellt sich nunmehr ein zweiter, von der äußeren Haut abstammender Bestandteil, der die Herstellung des den künftigen Pharynx auskleidenden Epithels besorgt. Die erste Anlage dieses Schlundepithels findet man in Stadien, die ungefähr in der Mitte zwischen denen der Figg. 30 und 33 stehen, und zwar als eine solide Wucherung der Epidermis (Fig. 32 *phe*), die sich von der Ventralseite her dem kugligen Zellenhaufen der Schlundmuskulaturanlage (*ph*) entgegenstülpt. Im folgenden Stadium (Fig. 33 *phe*) hat diese Epitheleinwucherung alsdann die Schlundmuskulaturanlage vollständig durchsetzt, so daß sie von dieser (*ph*) ringwulstartig umgeben wird. Gleichzeitig hat sich in ihr ein Lumen ausgebildet, das aber nach außen wie nach innen hin vollständig abgeschlossen ist. Seine eigentümliche Gestalt, die durch die Figur (Fig. 33) besser als durch jede Beschreibung erläutert wird, deutet bereits auf die in den folgenden

Stadien sich vollziehenden Veränderungen hin, die zu der definitiven und für die Mesostomeen charakteristischen Ausbildung des Pharyngealapparates führen. Diese Veränderungen bestehen darin, daß sich das Schlundepithel in den Raum zwischen Haut und Schlundmuskulaturanlage, in dem nur locker und vereinzelt noch undifferenzierte Zellen der peripheren Wandschichten liegen, zunächst als seichte Ringfalte (Figg. 36 und 37), dann als breite Einsenkung (Fig. 38) einstülpt und auf diese Weise die bei allen Mesostomeen und überhaupt bei der Mehrzahl der Rhabdocölen vorhandene äußere Pharyngealtasche (*pht.ä*) bildet. Gleichzeitig vollzieht sich ein ähnlicher Prozeß an der andern (inneren) Seite des Ringwulstes der Schlundmuskulaturanlage, indem sich hier das dorsal über ihn hinausragende, blinde Ende des Schlundepithels (Fig. 33) zu einer entsprechenden taschenähnlichen Aussackung umwandelt und gegen die Vacuolenzellenmasse vorwölbt (Figg. 36—38 *pht.i*). Diese von mir in meiner vorläufigen Mitteilung als innere Pharyngealtasche bezeichnete Bildung stellt die Anlage zu dem später — nach Ausbildung des Darmes — die Verbindung zwischen diesem und dem Schlund vermittelnden Ösophagus der fertigen Tiere (Fig. 40 *oe*) dar, der zuerst von O. Schmidt (1858) beschrieben und von ihm für gleichartig mit dem einen besonderen Darmabschnitt bildenden Ösophagus der Vorticiden gehalten worden war. Demgegenüber hat bereits v. Graff in seiner Rhabdocölenmonographie (1882) auf Grund anatomischer Befunde (Beschaffenheit der Zellen, Vorhandensein einer dem Darmepithel fehlenden Muscularis) die durch die Entwicklung hiermit vollkommen bestätigte Vermutung ausgesprochen, daß der Ösophagus der Mesostomiden — im Gegensatz zu dem zum Darm gehörigen Ösophagus der Vorticiden — als Teil des Schlundes anzusehen sei.

Die Zellen der Schlundauskleidung haben während dieser Vorgänge eine Vermehrung anscheinend nicht erfahren. Statt dessen platten sie sich bei der zunehmenden Ausdehnung des von ihnen zu überkleidenden Raumes ganz außerordentlich ab und bilden daher ein allmählich immer feiner werdendes Häutchen (Figg. 36, 37, 38). Ihre Kerne werden dabei ebenfalls stark abgeplattet; nur an zwei Stellen, in der Nähe sowohl der äußeren wie der inneren Mündung des eigentlichen Pharynxrohres ragen je vier ins Kreuz gestellte Kerne ganz außerordentlich auffällig hervor (Figg. 38 und 39 *phe*) und schließen mitunter sein Lumen gegen die beiden Pharyngealtaschen fast völlig ab (Fig. 36). Diese auffällige Größe der Kerne ist wohl

mit der außerordentlichen Wachstumsleistung der zugehörigen acht Zellen in Verbindung zu bringen, da auch später beim erwachsenen Tier die gesamte innere Auskleidung des mächtig entwickelten Pharynxrohres nur von ihnen geliefert wird. Wenigstens findet man auch hier auf Querschnitten durch das Pharynxrohr im Epithel seiner Auskleidung stets nur die beiden Vierergruppen von Kernen.

Durch die allmählich weitergreifende Ausstülpung der äußeren Pharyngealtasche ist der ursprünglich ringförmige Wulst der Schlundmuskulaturanlage (Figg. 33, 36, 37) schließlich zu einer echten Ringfalte geworden, die bulbusartig in den Raum der äußeren Pharyngealtasche hineinragt (Figg. 38, 40). Von den in ihr enthaltenen Zellen (Figg. 33, 36 *ph*) stellt die weitaus größere Mehrzahl Muskelbildungszellen dar, die die überaus komplizierte Muskulatur des definitiven Pharyngealbulbus liefern, von deren Zusammensetzung v. Graff (1882) in seiner Monographie eine ausgezeichnete Beschreibung geliefert hat. Was das muskulöse Pharyngealseptum anbetrifft, das den Schlundbulbus von der Leibeshöhle abschließt (Fig. 40 *phs*) und auf dessen Wichtigkeit für die Unterscheidung des Pharynx bulbosus von andern Schlundformen der Rhabdocöliden ebenfalls v. Graff zuerst hingewiesen hat, so entsteht es, wie die Figg. 33, 34 und 36 (*phs*) lehren, aus der äußersten Zellenschicht der zur Zeit der ersten Organbildung abgesonderten Schlundmuskulaturanlage (Fig. 30 *ph*), die sich allmählich in das platte muskulöse Septum umwandelt, das den definitiven Zustand (Fig. 38, 40 *phs*) kennzeichnet. v. Graff hat für seine Entstehung nur zwei Möglichkeiten ins Auge gefaßt, einmal die Abspaltung vom Hautmuskelschlauch, dann die Bildung durch nachträgliche Anlagerung von Muskelzellen des Parenchymgewebes an den Pharyngealbulbus. Wie aus dem Angeführten hervorgeht, trifft aber weder die erste, von v. Graff selbst für unwahrscheinlich erklärte Annahme, noch auch die zweite das Richtige.

Den nächst der Muskulatur wesentlichsten Bestandteil der Schlundmasse bilden die Pharyngealzellen v. Graffs, ein Büschel großer, birn- oder keulenförmiger Zellen, die bei *Mesostomum ehrenbergi* mit ihren Spitzen nach der freien Pharynxmündung hin konvergieren (Fig. 40 *phz*). v. Graff hat mit Rücksicht auf ihre morphologische Bedeutung die Frage aufgeworfen, ob sie Bindegewebszellen oder umgewandelte und ihrer sekretorischen Funktion verlustig gegangene Speichel- oder Hautdrüsen darstellen und auf Grund seiner anatomischen Befunde sich für die bindegewebige Provenienz der

Pharyngealzellen ausgesprochen. Dem gegenüber habe ich zu bemerken, daß nach meinen Präparaten die Pharyngealzellen zwar aus Zellen hervorgehen, die inmitten der eigentlichen Schlundmuskulaturanlage gelegen sind und somit keinesfalls umgewandelte Hautdrüsen darstellen können, daß sie aber sowohl unmittelbar nach ihrer Differenzierung (Fig. 38), wie beim ausgeschlüpften Tier (Fig. 40 *phz*) an den in den Figuren mit †† bezeichneten Stellen mit feinen Ausführungsgängen münden, die das Epithel der Schlundauskleidung vollkommen durchsetzen. Auch beim fertig erwachsenen Wurm sind, was v. Graff übersehen hat, bei guter Konservierung auf geeigneten Schnitten fast stets noch die zu ganz feinen Fäden ausgezogenen Ausführungsgänge dieser Pharyngealzellen nachzuweisen. Nimmt man noch den Umstand hinzu, daß ihr Inhalt sich mit den meisten Farbstoffen außerordentlich stark tingiert und dabei gleichzeitig ein stark lichtbrechendes Aussehen zeigt, so scheint mir dies Verhalten ihre drüsige Natur hinreichend sicher zu beweisen. Die Pharyngealzellen der Mesostomiden stellen sich demnach wohl als Bildungen dar, die den mit langen Ausführungsgängen das Epithel des Schlundes durchsetzenden drüsigen Pharyngealzellen der Mikrostomiden (vgl. v. Graff 1882, Taf. XV, Fig. 8) homolog sind, wie dies übrigens auch schon Böhmig (1891) angenommen hat.

In Stadien wie Fig. 38 findet man sodann auch die Schlundbewimperung ausgebildet und zwar erstreckt sie sich ausschließlich auf den freien ventralen Rand des Pharyngealbulbus genau bis zur Mündungsstelle der Pharyngealzellen (Figg. 38, 40 ††). Nach den früheren Angaben sollte der Wimperbesatz der Schlundauskleidung weiter reichen, indem z. B. noch v. Graff (1882) schreibt, daß bei *Mesostomum ehrenbergi* »die äußere Pharyngealtasche und das Epithel des freien ventralen Pharyngealrandes bis zur Mündung der Pharyngealhöhle mit Flimmerhaaren bedeckt zu sein scheine«. Wie die Figg. 38 und 40, die sich mit den Befunden am erwachsenen Tier vollständig decken, zeigen, ist dies nicht richtig, da sowohl die äußere Pharyngealtasche gänzlich frei von Wimpern, als auch die Angabe »Mündung der Pharyngealhöhle« zur Lokalisierung einer bestimmten Stelle nicht geeignet ist. Vielmehr lehrt ein Vergleich der Figg. 38 und 40, wie aus der Lage der Mündungsstellen der Pharyngealzellen (††) ersichtlich ist, daß der Eingang in die Schlundhöhle je nach dem Kontraktionszustande des Pharyngealbulbus eine wechselnde Begrenzung erhält.

Daß die Pharyngealhöhle von Anfang an sowohl nach innen

wie nach außen völlig abgeschlossen ist, ist bereits oben hervorgehoben worden und kann auch mit Rücksicht auf ihre Entstehung als Hohlraum innerhalb einer soliden Epithelwucherung nicht Wunder nehmen. Dieser Zustand erhält sich noch bis zu der Zeit, in der die vollkommen fertig entwickelten Tiere ausschlüpfen. Erst dann bricht infolge der heftigen Saug- und Schluckbewegungen des Pharynx die innere Pharyngealtasche in den Darm durch (s. unten S. 253), während sich gleichzeitig die äußere Pharyngealtasche in den Mund öffnet, der sich bereits längere Zeit vorher durch eine sekundäre Einstülpung der äußeren Haut gebildet hat (Figg. 38, 40 *m*), von der Schlundhöhle aber bis dahin durch die dünne Epithellamelle der äußeren Pharyngealtasche vollkommen abgeschlossen geblieben war.

Exkretionsorgane. Die äußere Einstülpung des Mundes bildet gleichzeitig die Ausmündungsstelle (Wassergefäßbecher d. Aut.) des Exkretionsapparates, der bei lebenden Jungen, die die Eihaut eben verlassen haben, schon vollkommen in der typischen Ausbildung zu erkennen ist. Seine erste Anlage habe ich in Stadien, die der Fig. 33 entsprechen, entdecken können. Man findet hier auf Querschnitten an der peripheren Seitenwand des Embryos zu beiden Seiten des Pharynx zwei Zellenhaufen, von denen aus solide Zellenstränge jederseits zur Mitte der Bauchseite hinabziehen und zwar zu der Stelle, wo das eben gebildete Pharyngealepithel mit der äußeren Haut zusammenhängt. In etwas älteren Stadien findet man zunächst in den lateralen Zellenhaufen jederseits einen längs verlaufenden Kanal differenziert und schließlich erscheinen dann auch die beiden zu der Stelle des späteren Mundes hinabziehenden Stränge (Fig. 36 *wg*) selbst kanalisiert. Es ergibt sich hieraus also, daß von dem Wassergefäßsystem von *Mesostomum ehrenbergi* zuerst die paarige Anlage der beiden Längsgefäßstämme auftritt, und erst von diesen aus sekundär die beiden queren, zum Munde (Wassergefäßbecher) hinziehenden Ausführungsgänge sich differenzieren, ein Resultat, das sich mit den von v. Graff (1882) aus seinen vergleichend-anatomischen Befunden gezogenen Schlüssen vollständig deckt.

Geschlechtsorgane. Verhältnismäßig gering erscheinen die Veränderungen, die sich inzwischen an der Genitalanlage vollzogen haben, da auch beim fertig entwickelten Embryo (Figg. 38, 39 *gn*) der Geschlechtsapparat noch im wesentlichen dieselbe Gestalt besitzt, wie zur Zeit seiner ersten Anlage (Figg. 30, 33 *gn*). Wie damals, so stellt er sich auch jetzt als eine sichelförmig gebogene, mäßig dicke Zellplatte dar, die mit ihrer konkaven Krümmung der hinteren

Pharynxkonvexität dicht angeschmiegt ist. Innerhalb dieser Zellplatte erscheint auf Frontalschnitten nach rechts hin (in Fig. 39 links an der durch den Weisungsstrich *gn* bezeichneten Stelle) ein keulenförmiger Abschnitt gesondert, der in den Stadien der Fig. 40 sich bereits deutlich als Ovarium erkennen läßt; außerdem ziehen von ihr aus jederseits nach vorn und hinten Zellenstränge, die sich als die ersten Anlagen der Hoden und Dotterstöcke darstellen. Die genauere Entwicklung dieser Organe habe ich jedoch, da sie sich erst in den bereits ausgeschlüpften Tieren vollzieht, nicht verfolgt.

Darm, Parenchym und Schizocoel. Zu allerletzt endlich, in Stadien, in denen die Bildung der äußeren Haut bereits vollendet ist, differenziert sich der Darm und gleichzeitig mit ihm das den Leibesraum erfüllende Körperparenchym. Bis dahin findet sich an ihrer Stelle die den ganzen dorsalen Abschnitt des Embryos einnehmende Masse der Vacuolenzellen, deren Wände allmählich zu außerordentlich dünnen Plasmalamellen ausgedehnt sind, während ihre Kerne durch ihr hyalines, überaus stark gefärbtes Aussehen deutliche Spuren von Degeneration verraten (Fig. 36 *v*). Daß die Ausbildung des Darmes mit der Rückbildung der Vacuolenzellen in innigem Zusammenhang stehen muß, ist klar, da notwendigerweise, nachdem die letzteren ihre Rolle ausgespielt haben, die Bildung andrer Organe, die für die Ernährung sorgen, einsetzen muß. Die Bildung von Darm und Parenchym geht einmal von den undifferenzierten und locker angeordneten Zellen der peripheren Wandschichten des Embryos aus, sodann von ähnlichen Zellen, die zwischen den verschiedenen, bisher beschriebenen Organanlagen in unregelmäßiger Verteilung gelegen sind. Der indifferente Zustand aller dieser Zellen wird wohl am besten dadurch gekennzeichnet, daß sie (Figg. 30, 31, 33 und 35—37) zahlreiche Teilungen zeigen, während sich, wie schon bemerkt, in den bereits differenzierten Organen (mit Ausnahme der Genitalanlage) so gut wie nie mitotische Kerne finden.

Für die erste Ausbildung der Darmanlage kommt außerdem speziell noch eine Anzahl solcher Zellen in Betracht, die schon im Stadium der Fig. 33 dorsal von der Schlundanlage der Aussackung der inneren Pharyngealtasche aufgelagert zu erkennen sind. Diese Zellen schieben sich allmählich den Wänden der Vacuolenzellen folgend dorsalwärts hinauf und bilden so die ersten Anfänge eines Darmepithels (Fig. 36 *da*). Gleichzeitig erhalten die Zellen dieser Darmanlage ein reichlicheres Plasma und zwar auf Kosten der Vacuolenzellen, wie daraus hervorgeht, daß man in ihnen nicht selten die durch ihre

starke Färbung und Lichtbrechung auffallenden, degenerierten Kerne derselben eingeschlossen (Fig. 36 v_1) findet. Auf diese Weise wird, indem allmählich mehr und mehr Darmzellen sich differenzieren und die entgegenstehenden Vacuolenzellen schließlich vollständig aufzehren, die Herstellung des Darmes herbeigeführt. Sein Aussehen erscheint beim ersten Anblick höchst eigentümlich (Fig. 38 *da*). Da nämlich in den Darmzellen, wie schon aus Fig. 36 (*da*, oberste Darmzelle links) ersichtlich, ebenfalls ein Vacuolisierungsprozeß stattfindet und allmählich zur Bildung großer Vacuolen in ihrem Innern führt, so erhält man dadurch ein Bild, das durchaus an die Anfangsstadien der Vacuolenzellenbildung erinnert. Nur haben wir es hier nicht mit umgewandelten Dotterzellen, sondern mit echten Zellen des Embryos zu tun, die an die Stelle der ersteren getreten sind und mitunter noch einzelne degenerierte Kerne derselben eingeschlossen enthalten (Fig. 38 *v*). Anfänglich bilden diese vacuolenhaltigen Darmzellen, deren Kerne meist peripher gelegen sind, eine kontinuierliche Masse, in der ein Lumen nicht vorhanden ist. Erst sekundär wird durch Auseinandertreten derselben die Darmhöhle (Figg. 38, 40 *dl*) hergestellt, umgekehrt wie bei den übrigen Mesostomeen, bei denen sich, wie ich bereits in meiner vorläufigen Mitteilung (1899) ausgeführt habe und weiter unten noch genauer ausführen werde, zuerst das Darmlumen und dann erst das Darmepithel bildet. Da die innere Pharyngealtasche (Fig. 38 *pht.i*) zunächst noch geschlossen bleibt, erhält der Darm fürs erste keine Kommunikation mit der Außenwelt. Wie bereits erwähnt, erfolgt der Durchbruch erst um die Zeit des Ausschlüpfens der jungen Tiere, indem infolge der heftigen Aktionen des Schlundes die dünne Epithelwand der inneren Pharyngealtasche in der Mitte zerreißt, wodurch sie zu dem Darm und Schlund verbindenden Ösophagus (Fig. 40 *oe*) umgewandelt wird.

Der Rest der indifferenten Zellen des Embryos, soweit sie nicht zur Darmbildung verbraucht worden sind, hat unterdessen, gleichfalls unter Einschmelzung von Vacuolenzellen, das Körperparenchym hergestellt, innerhalb dessen zahlreiche kleinere und größere Spalträume das durch seine Geräumigkeit für *Mesostomum ehrenbergi* charakteristische Schizocoel bilden. Von besonderen Bildungen des Parenchyms ist einmal das sowohl dorsal wie ventral unterhalb der Haut gelegene feinmaschige Reticulum (Fig. 38, 40 *pad*, *pav*), sowie vor allem das System der Dorsoventralmuskulatur zu erwähnen. Ersteres wird von Zellen gebildet, die sich reich verästeln und bindegewebigen Charakter annehmen, das letztere zeigt sich in seinen

ersten Anfängen bereits auf dem Stadium der Fig. 37 in Gestalt spindelförmiger Zellen (Fig. 37 *dvm*), die sich zu Muskelzellen umwandeln. Im Stadium der Fig. 38 ist sodann die Ausbildung dieser sagittalen Muskulatur schon weiter fortgeschritten, so daß sie beim ausgeschlüpften Tier bereits annähernd den definitiven Zustand erreicht hat.

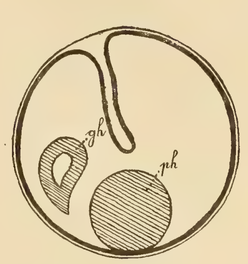
Bildung der Stäbchen. Kurz vor dem Ausschlüpfen des Embryos, einige Zeit nachdem die Epidermis an ihrer Außenfläche sich mit Wimpern bedeckt hat (Fig. 38 *ep*), bemerkt man in ihren Zellen — und zwar zuerst am Vorder- und Hinterende — eine äußerst zarte und feine, fibrilläre Strichelung, die sich allmählich zunächst über die Bauchseite, dann auch über den Rücken ausdehnt. Es scheint sich hierin die erste Anlage der Stäbchen zu dokumentieren, die beim jungen ausgeschlüpften Tier (Fig. 40) bereits die ganze Haut erfüllen, während nur vereinzelte Zellen innerhalb des Parenchyms zu finden sind, die als Stäbchenbildungszellen des erwachsenen Tieres (*sd*) zu bezeichnen wären. v. Graff (1882) hat bereits auf dies letztere, von ihm ebenfalls bei Jungen von *Mesostomum ehrenbergi* beobachtete Verhalten gestützt eine Entstehung der ersten Stäbchen des jungen Tieres innerhalb der Epidermiszellen angenommen; ich glaube, daß diese Ansicht durch den Nachweis der in ihnen während des embryonalen Lebens auftretenden, auf einen derartigen Differenzierungsvorgang hindeutenden, fibrillären Strichelung wesentlich unterstützt wird.

b. Bildung der äußeren Körperform.

Bis zum Stadium der Fig. 37 besitzt der Embryo, der das ganze Ei ausfüllt, die diesem eigne kugelförmige oder ovoide Gestalt. Während er bei andern Arten, die einen mehr rundlichen Körper besitzen (vgl. *Bothromesostomum personatum*), in diesem Zustande die Eischale verläßt, erfolgt hier bei dem im erwachsenen Zustande stark abgeplatteten *Mesostomum ehrenbergi* das Ausschlüpfen noch nicht sofort, wenn auch im übrigen die Entwicklung beendet ist und der Embryo, der innerhalb der Eihüllen langsam zu rotieren beginnt und mit dem Pharynx mitunter einzelne schwache Schluckbewegungen ausführt, sich bei künstlicher Frühgeburt, durch Zersprengen der Eihüllen, als lebensfähig erweist. Vielmehr vollzieht sich vorher an ihm noch ein verhältnismäßig beträchtlicher Wachstumsprozeß, der den Übergang von der Kugelgestalt des Embryos zu der flachgestreckten Körperform des fertigen Wurms herbeiführt.

Es geschieht dies in der Weise, daß vor allem die Haut des

Embryos infolge zunehmender Abplattung der Zellen eine sehr erhebliche Oberflächenvergrößerung erfährt und daher entweder unter Zusammendrückung der weichen Dorsalseite die festere — weil die großen Organe enthaltende — ventrale Seite von vorn und hinten her umwächst (Fig. 38) oder aber sich direkt von der dorsalen Seite her in den Embryo einstülpt (Textfig. I), der dabei je nachdem über die Bauchseite oder die Rückenseite stark zusammengekrümmt wird. Gleichzeitig wird dabei das Vorderende des Embryos, das ursprünglich unmittelbar vor dem Hirn gelegen war (Fig. 30, 33, 37), nicht unbeträchtlich verlagert, während das Hirn sein ursprüngliches Lageverhältnis zum Schlund beibehält (Fig. 38, Textfig. I) und dadurch tief in das Innere des Embryos zu liegen kommt. Eine zweite Folge dieser Einkrümmung ist, wie die beiden zuletzt genannten Figuren unmittelbar zeigen, die erhebliche Abplattung und Längsstreckung, die der Embryo durch sie erfährt, so daß er, wenn er nunmehr die Eihüllen (Eihaut und Hüllenmembran) verläßt, sofort seine definitive Körpergestalt besitzt. Die nach dem Ausschlüpfen sofort munter umherschwimmenden Jungen unterscheiden sich von den erwachsenen Tieren außer durch ihre geringere Größe nur noch durch den unreifen Zustand ihres Geschlechtsapparates.



Textfig. I.
Schematischer Längsschnitt durch ein Sommerei von *Mesostomum ehrenbergi* mit fertig entwickeltem und dorsal zusammengekrümmtem Embryo.

B. Die Entwicklung der Sommereier von Bothromesostomum personatum.

1. Bildung der Eier.

Die Bildung hellschaliger Sommereier bei dem dunkelgefärbten *Bothromesostomum personatum* ist bisher nur von Fuhrmann (1894) beobachtet worden. Vorher hatte Hallez (1878) angegeben, daß diese Art nur dunkle, hartschalige Wintereier zu bilden imstande sei[1], ebenso hatte Braun (1885) bei ihr nur Wintereier gefunden. In neuester Zeit endlich führt Dorner (1902) an, bei *Bothromesostomum personatum* ebenfalls nur Wintereier, niemals aber Sommereier, wie sie Fuhrmann beschreibt, gesehen zu haben[2]. Vielleicht kommt also,

---

[1] Über seine hierauf basierte Ansicht von der Bedeutung der Sommereibildung als einer besonderen Schutzvorrichtung der durchsichtigen Turbellarien vgl. meine kürzlich erschienene Arbeit (1903).

[2] Dagegen soll das verwandte *Bothromesostomum esseni* Braun, wie Dorner und vor ihm Braun angibt, sowohl Sommer- wie Wintereier bilden.

wenn diese Autoren die Erzeugung von Sommereiern bei *Bothromesostomum personatum* nicht etwa doch übersehen haben, ihre Bildung nur bei Individuen bestimmter Gegenden (Schweiz, Elsaß) vor.

Der Prozeß der Sommereibildung bei *Bothromesostomum personatum* weicht in einer ganzen Reihe von Punkten von dem gleichen Vorgang bei *Mesostomum ehrenbergi* ab. Demgemäß ist natürlich auch die Gestalt und das Aussehen der Sommereier hier wesentlich anders als dort.

Wie ich bereits in meiner früheren, die biologischen Verhältnisse der Eibildung bei den Mesostomiden behandelnden Arbeit (1903) auseinandergesetzt habe, ist für die charakteristische Gestaltung der Sommereier von *Mesostomum ehrenbergi* der Umstand maßgebend, daß ihre Bildung zu einer außerordentlich frühen Zeit erfolgt, in der die Geschlechtsorgane des sie erzeugenden Tieres, vor allem die Dotterstöcke, noch weit davon entfernt sind, ihre volle Reife erlangt zu haben. Ganz anders liegen dagegen die Verhältnisse bei *Bothromesostomum personatum.* Hier beginnt die Bildung der Sommereier erst verhältnismäßig kurze Zeit vor Anfang der Wintereiertracht, wenn die Geschlechtsorgane bereits verhältnismäßig weit entwickelt sind; und indem diese bald darauf ihren definitiven Ausbildungszustand erreichen, geht schließlich die Periode der Sommereibildung ganz allmählich in die der Wintereibildung über. Da ich in meiner früheren Arbeit die Schilderung der hierbei zu beobachtenden Erscheinungen etwas kurz gehalten habe, ist es nunmehr am Platz, ihrer in eingehenderer Weise gerecht zu werden.

In erster Linie ist hervorzuheben, daß die Versorgung der Sommereier mit Dottermaterial infolge des höheren Ausbildungsgrades der Dotterstöcke bei *Bothromesostomum personatum* einen ganz andern Umfang erreicht wie bei *Mesostomum ehrenbergi.* Während hier die Dotterstöcke zur Zeit der Sommereibildung noch so unentwickelt sind, daß sie pro Keimzelle nur 40—50 sehr kleine und nur wenig Dottermaterial enthaltende Dotterzellen zu liefern imstande sind (gegen 300—400 Dotterzellen in der Wintereiperiode) und demnach die Sommereier (Fig. 2) anfangs nur einen Durchmesser von 0,06—0,08 mm besitzen, der erst im Laufe der Entwicklung durch Flüssigkeitsaufnahme von außen her zu seiner normalen Größe von etwa 0,4 mm heranwächst, erhalten bei *Bothromesostomum personatum* die Sommereier von vornherein den zu ihrer Entwicklung erforderlichen Nährstoff in Gestalt mehrerer Hunderte von Dotterzellen (Fig. 42), die mit Dottermaterial reichlich beladen sind.

Infolge davon besitzen sie natürlicherweise nach ihrer Bildung sofort ihre definitive Größe (ungefähr 0,2 mm Durchmesser), die sie, ohne noch weiter zu wachsen, während ihrer ganzen Entwicklung beibehalten. Dotterzellenreichtum und während der ganzen Entwicklung sich gleichbleibende Größe bilden also die beiden wesentlichsten Merkmale, durch die sich die Sommereier von *Bothromesostomum personatum* von denen von *Mesostomum ehrenbergi* unterscheiden.

Die beiden ebengenannten Eigenschaften sind aber gleichzeitig auch den Wintereiern (vgl. Fig. 41) eigentümlich, so daß also die Sommereier von *Bothromesostomum personatum* in diesem Punkte mit den Wintereiern übereinstimmen. Der Übergang von der einen zur andern Eiart wird aber noch viel deutlicher, wenn man folgende Tatsachen berücksichtigt. Untersucht man eine größere Anzahl Individuen von *Bothromesostomum personatum*, so findet man regelmäßig[1], daß eine Reihe von ihnen gleichzeitig Sommer- und Wintereier (d. h. hell- und dunkelschalige Eier) und außerdem oftmals noch eine Anzahl bereits ausgeschlüpfter, im Innern des Muttertieres herumkriechender Jungen enthält, was bei *Mesostomum ehrenbergi* — normalerweise wenigstens — niemals der Fall ist. Wie ich bereits früher (1903) hervorgehoben habe, ist diese Erscheinung als Zeichen dafür aufzufassen, daß bei *Bothromesostomum personatum* die Bildung der Sommereier erst so spät beginnt, daß ihre Entwicklung noch nicht abgeschlossen ist, wenn die Wintereiperiode anfängt; bei *Mesostomum ehrenbergi* dagegen sind beide Eibildungsperioden zeitlich durch einen Zwischenraum getrennt, dessen Dauer die für die Entwicklung der Sommereier notwendige Zeit noch um 3—4 Tage übertrifft, so daß also die aus den Sommereiern ausschlüpfenden Jungen bereits geboren sind, wenn die Wintereibildung beginnt. Sieht man nun genauer zu, so findet man oftmals weiter, daß bei *Bothromesostomum personatum* die hellschaligen Sommereier nicht sämtlich gleich gebildet sind, sondern sowohl, was den Grad ihrer Entwicklung, wie ihre Größe und die Beschaffenheit ihrer Schale betrifft, untereinander gewisse Verschiedenheiten aufweisen. Zunächst läßt sich konstatieren, daß die Sommereier innerhalb ein und desselben Individuums sich nicht sämtlich auf annähernd der gleichen Entwicklungsstufe befinden, wie bei *Mesostomum ehrenbergi*, sondern verschiedene Alterszustände

[1] Meine Angaben beziehen sich auf die bei Straßburg in den Monaten Juni, Juli und August vorkommenden Exemplare von *Bothromesostomum personatum*; ähnliches hat auch Braun (1885) bei *Bothromesostomum esseni* gefunden.

repräsentieren, die sich in folgende drei Gruppen einteilen lassen: 1) Eier, aus denen die Jungen eben im Ausschlüpfen begriffen oder bereits ausgeschlüpft sind, 2) Eier, die einen mehr oder minder unvollständig entwickelten Embryo enthalten und 3) Eier, die sich noch in den ersten Teilungsstadien befinden, mithin erst verhältnismäßig kurze Zeit gebildet sein können. Was sodann die Größe der Sommereier betrifft, so lassen sich — und zwar nicht nur bei den Eiern verschiedener Individuen, sondern oftmals auch bei denen, die sich innerhalb eines einzigen Individuums finden — ganz erhebliche Schwankungen beobachten, indem ihre Durchmesser zwischen den Grenzen von 0,18 bis 0,24 mm sich bewegen können. Die Beschaffenheit der Schale endlich zeigt insofern Verschiedenheiten, als neben vollkommen farblosen, äußerst zarten Hüllen, wie sie auch z. B. den Sommereiern von *Mesostomum ehrenbergi* eigen sind, etwas festere Schalen vorkommen, die einen gelblichen bis bräunlichen Ton besitzen, der an die Färbung der Wintereierschalen erinnert, nur daß er der geringeren Dicke der Schale entsprechend hier viel lichter und durchsichtiger erscheint als dort.

Es ist nun von größtem Interesse festzustellen, daß diese Unterschiede im Entwicklungsgrad, in Größe und Schalenbeschaffenheit der Eier nicht willkürlich und unabhängig voneinander vorkommen, sondern in engem Zusammenhang miteinander stehen, insofern als die zuletzt gebildeten Sommereier (d. h. die Eier, deren Entwicklungszustand im Moment der Untersuchung der am wenigsten vorangeschrittene ist) gleichzeitig den größten Durchmesser und die am intensivsten gefärbte Schale besitzen, während die vorher gebildeten Eier kleiner und ihre Schalen weniger gefärbt oder ganz farblos sind. Es ergibt sich hieraus mit vollkommener Sicherheit, daß die Sommereier bei *Bothromesostomum personatum* nicht, wie bei *Mesostomum ehrenbergi* eine einzige, lange vor der Periode der Wintereier gebildete und von diesen völlig verschiedene Generation darstellen, sondern kurz vor der Wintereiperiode in mehreren Schüben nacheinander gebildet werden, wobei die einzelnen Generationen der Sommereier allmählich mehr und mehr den Wintereiern selbst ähnlich werden. Von Anfang an stimmen sie mit diesen — im Gegensatz zu den Sommereiern von *Mesostomum ehrenbergi* — in den zwei Merkmalen des Dotterreichtums und der Konstanz ihrer Größe während der Dauer der ganzen Entwicklung überein, und ihre wesentlichen Unterschiede gegenüber jenen, Zartheit und Farblosigkeit der Schale, sowie geringere Größe werden im Laufe ihrer aufeinanderfolgenden Generationen

mehr und mehr ausgeglichen. Es kann daher keinem Zweifel unterliegen, daß bei *Bothromesostomum personatum* Sommer- und Wintereibildung ineinander übergehen.

Auf die biologischen Konsequenzen dieser Feststellungen für die Bedeutung und Entstehung der Sommereier aus den Wintereiern habe ich hier nicht weiter einzugehen, um so weniger, da dies bereits an anderer Stelle (1903, vgl. auch S. 217) geschehen ist. Dagegen müssen noch einige Einzelheiten über das Aussehen der Sommereier nach ihrer Bildung nachgeholt werden.

Die Sommereier von *Bothromesostomum personatum* (Fig. 42) sind von rundlicher, oftmals etwas länglich ovoider Gestalt. Die Länge ihres Durchmessers schwankt zwischen 0,18 und 0,24 mm; als Durchschnitt können 0,2 mm gerechnet werden. Ihre Schale ist, wenn farblos, sehr dünn, etwas dicker dagegen in den Fällen, in denen sie den an die Schalen der Wintereier erinnernden bräunlichgelben Farbenton besitzt; irgend eine besondere Struktur ist an ihr unmittelbar nach ihrer Bildung nicht nachzuweisen. Außer der Keimzelle umschließt sie in der Regel mehrere Hunderte (etwa 300—400) von Dotterzellen. Zweimal habe ich jedoch »taube« Eier gefunden, d. h. leere Schalen, die in ihrem Innern außer einer klaren Flüssigkeit nur einige krümelige Detritusmassen enthielten.

Die Keimzelle liegt im Inneren des Eies meist mehr oder weniger in der Mitte, ringsum von Dotterzellen umgeben, in einzelnen Fällen jedoch ganz exzentrisch und der Schale genähert (Fig. 44). Ihr Durchmesser beträgt im ruhenden Zustand 0,03—0,033 mm (Fig. 43), ihr Aussehen sowie das Verhalten ihres Kernes und Kernkörperchens ist dem der Keimzelle in den Sommereiern von *Mesostomum ehrenbergi* sehr ähnlich.

Ganz anders dagegen verhalten sich hier die Dotterzellen. Ihre Gestalt (Fig. 42 *d*) erscheint auf Schnitten durch eben gebildete Eier unregelmäßig polygonal, bei unbestimmten Konturen; an Größe können sie der Keimzelle nahezu gleichkommen. Ihre Kerne färben sich außerordentlich stark, so daß deswegen ihre genauere Struktur nicht zu ermitteln ist. In dem nur schwach sich färbenden Plasma der Dotterzellen sind massenhafte kleine und größere Tröpfchen einer Flüssigkeit von ölartigem, überaus starkem Lichtbrechungsvermögen eingeschlossen, die das Dottermaterial vollständig undurchsichtig machen, so daß die lebenden Eier mit farbloser Schale bei auffallendem Licht weißlich erscheinen. Auf den Schnitten verleihen diese Tropfen den Dotterzellen ein nahezu schaumiges Aussehen,

besonders bei gewissen Färbungen (Boraxkarmin [Figg. 42—46], Hämatoxylin), bei denen sie so gut wie gar keinen Farbstoff annehmen[1]. Dagegen tingieren sie sich sehr stark mit Anilinfarbstoffen (Eosin) und Indigo, so daß sich bei Anwendung von Hämatoxylin-Eosin oder des Borax-Indigkarmin-Gemisches sehr schöne Doppelfärbungen der Eier erzielen lassen. Besonders charakteristisch für das färberische Verhalten der Dotterkugeln ist hier wie bei andern Eiern der Umstand, daß sie durch Beizen für Hämatoxylin aufnahmefähig werden; man erhält daher bei Anwendung der Heidenhainschen Eisenhämatoxylinmethode Bilder, in denen alle Dottertropfen, die größten wie die kleinsten, tief blauschwarz gefärbt sind (Fig. 47).

Die ursprüngliche Gestalt der Dotterzellen bleibt aber nur ganz kurze Zeit erhalten. Oftmals findet man schon im eben gebildeten Ei eine Reihe von Erscheinungen, die ihren völligen Zerfall einleiten. Der Zerfall der Dotterzellen dokumentiert sich darin, daß ihre ursprünglich vorhandenen Grenzen (vgl. Fig. 42) gegeneinander vollständig verschwinden, so daß die Dottermasse alsdann ein einheitliches Konglomerat zahlreicher, größerer oder kleinerer Dottertropfen darstellt, deren Zwischenräume von einer anfangs noch verhältnismäßig deutlichen, gleichmäßig schwach gefärbten Masse, — vielleicht den verschmolzenen Resten des ehemaligen Dotterzellenplasmas — ausgefüllt werden (Figg. 43, 44). Diese anscheinend plasmatische Zwischenmasse verschwindet aber in den folgenden Stadien immer mehr und mehr, indem sie wahrscheinlich verflüssigt wird. Ebenso gehen auch die Kerne der Dotterzellen verhältnismäßig rasch zugrunde, da schon kurz nach Beginn der Zerfallserscheinungen nur noch einzelne Überreste von ihnen innerhalb kleiner Plasmainseln zu erkennen sind (Fig. 44 d_1).

Gleichzeitig verschmelzen die meisten der kleinen und kleinsten Dottertröpfchen zu etwas größeren Kugeln, an denen man anfangs noch ihre Entstehung aus mehreren kleineren Tröpfchen nicht selten mehr oder minder deutlich erkennen kann (s. die mit *d* bezeichneten Dotterkugeln in den Figg. 44, 46, 47 *c*), und die später, nach vollendeter Verschmelzung ein ganz außerordentlich hohes Lichtbrechungsvermögen besitzen. Ich habe diesem Verhalten nur in ganz wenigen Figuren (Figg. 59, 60 *a*, *b*) Rechnung getragen, sonst aber meist die Dotterkugeln nur als einfache Kreise gezeichnet.

[1] In älteren derartigen Präparaten, die ich seit einigen Jahren in Kanadabalsam eingeschlossen aufbewahre, findet man nicht selten im Innern der Dottertropfen eine Anzahl kleiner kristallähnlicher Körperchen ausgeschieden.

Der Uterus ist bei *Bothromesostomum personatum* insofern ähnlich gebaut wie bei *Mesostomum ehrenbergi*, als er ebenfalls die Gestalt eines **H** besitzt, indem er am Atrium mit zwei quer und etwas dorsalwärts verlaufenden Gängen beginnt, die sich lateral je in einen auf- und absteigenden Ast (Längsschenkel) gabeln. Diese Längsschenkel bilden jedoch hier im Gegensatz zu *Mesostomum ehrenbergi*, wo die einzelnen Eier in ihnen perlschnurartig hintereinander aufgereiht liegen, große weite Hohlräume, deren Wandungen so wenig fest die Eier umschließen, daß diese oft zu zweien oder dreien neben- und übereinandergelagert bei den Bewegungen des Tieres sich ungehindert aneinander verschieben können. Von einer Dreigliederung des Uterus, wie sie Braun (1885) von *Bothromesostomum esseni* beschreibt, ist bei *Bothromesostomum personatum* keine Spur wahrzunehmen. Demzufolge findet man hier die Eier aus den verschiedenen Generationen innerhalb der Uterusschenkel vollständig durcheinandergewürfelt liegen, wie sie sich eben bei den durch die Bewegungen des Tieres bedingten, gegenseitigen Verschiebungen zufällig angeordnet haben.

2. Entwicklungsvorgänge bis zur Bildung der Embryonalanlage.

Wie bei der verschiedenen Gestalt der Sommereier von *Bothromesostomum personatum* und *Mesostomum ehrenbergi* und insbesondere bei dem vollkommen verschiedenen Verhalten ihrer Dotterzellen nicht anders zu erwarten ist, zeigen auch die Entwicklungsvorgänge bei beiden Formen eine ganze Reihe von Verschiedenheiten, wenn auch natürlicherweise, was die Hauptzüge ihres Verlaufs anbetrifft, im wesentlichen Übereinstimmung herrscht. So hat denn im folgenden das Hauptgewicht auf der Darstellung der unterscheidenden Momente zu liegen, während dagegen die Schilderung der Punkte, in denen die Verhältnisse hier und dort die gleichen sind, möglichst kurz gehalten werden kann, da diese ja in den vorausgegangenen Abschnitten eine ausführliche Beschreibung erfahren haben.

Wie bei *Mesostomum ehrenbergi*, so findet auch hier bei *Bothromesostomum personatum* die Besamung der Keimzelle auf ihrem Weg aus dem keimbereitenden Teil des Eierstocks in den Uterus beim Passieren des Receptaculum seminis statt. Man kann dann im fertig gebildeten Ei mitunter noch den kaum veränderten Achsenfaden des Spermatozoons innerhalb der Keimzelle liegend antreffen, genau so wie das in Fig. 41, allerdings von einem Winterei von *Mesostomum ehrenbergi*, dargestellt ist. Auch die Reifungs- und Befruchtungsvorgänge vollziehen sich erst nach Bildung des Eies und zwar wahrscheinlich in ganz

ähnlicher Weise wie bei *Mesostomum ehrenbergi*, wie ich aus den Stadien, die ich davon zu Gesicht bekommen habe, schließe. Sie genauer zu verfolgen, ist mit sehr großen Schwierigkeiten verknüpft, da die Eier gerade in diesen ersten Entwicklungsstadien sehr schlecht zu schneiden sind. Die Dotterzellen werden nämlich durch die Masse der in ihnen aufgespeicherten Dotterkugeln äußerst spröde und springen, da sie in dieser Zeit untereinander noch wenig zusammenhängen, sehr leicht aus den Schnitten heraus, wobei sie oftmals die Keimzelle oder Teile derselben mit wegreißen. Dazu kommt noch der Umstand, daß man es bei der Untersuchung hier ganz auf den Zufall ankommen lassen muß, ob man unter den geschnittenen Eiern auch wirklich die gewünschten Stadien antrifft. Während man bei *Mesostomum ehrenbergi* infolge der Durchsichtigkeit der ganzen Tiere und der in ihnen enthaltenen Eier vor dem Schneiden sich ziemlich genau davon überzeugen kann, was man für Stadien vor sich hat, muß man bei *Bothromesostomum personatum* infolge der völligen Undurchsichtigkeit der Tiere und Eier aufs Geratewohl darauf los schneiden, nur um in vielen Fällen schließlich die betrübende Erfahrung zu machen, daß keine der verfertigten Serien das gesuchte Stadium enthält.

Mit denselben Schwierigkeiten hat natürlicherweise auch die Feststellung der ersten Teilungsvorgänge zu kämpfen, wobei noch hinzukommt, daß man hier durch das Herausspringen einzelner Blastomeren noch leichter zu Vorstellungen gelangen kann, die den wirklichen Verhältnissen nicht entsprechen[1]. Ich möchte mich daher auch hier mit der Angabe begnügen, daß der Teilungsprozeß in den Sommereiern von *Bothromesostomum personatum* höchstwahrscheinlich denselben Verlauf nimmt wie bei *Mesostomum ehrenbergi*. Wie die Figg. 44 und 45 zeigen, liefert die erste Teilung ganz ähnlich wie dort ein Makromer *A* und ein sehr viel kleineres Mikromer *B*. Sofort danach bereitet sich das Makromer zu einer zweiten Teilung vor (Fig. 45) und schnürt alsdann ein zweites etwas kleineres Mikromer *C* ab (Fig. 46). Es wird sodann noch ein drittes Mikromer gebildet,

[1] So erklärt sich die irrige Angabe, daß sich die Keimzelle zuerst in zwei annähernd gleich große Blastomeren teilt, in meiner vorläufigen Mitteilung (1899) daraus, daß der Schnitt, auf den sich diese Angabe stützt, keinem Zweizellenstadium, sondern höchstwahrscheinlich einem Dreizellenstadium (vgl. Fig. 46) angehört. Der auf den die »zwei annähernd gleich großen Blastomeren« enthaltenden Schnitt folgende Schnitt zeigt nämlich eine Lücke, die ich erst später bemerkt habe, und aus der, wie ich vermute, das Makromer beim Schneiden herausgesprungen ist.

worauf sich dann alle vier Blastomeren — und zwar wahrscheinlich wie bei *Mesostomum ehrenbergi* zuerst die Mikromeren *B* und *C* — der Reihe nach teilen. Von den Befunden, die in meinen Präparaten dafür sprechen, reproduziere ich nur einen, und zwar in Fig. 47, die in drei aufeinanderfolgenden Schnitten ein Achtzellenstadium mit sechs Mikromeren und zwei Makromeren (A_1 und A_2) zeigt. Dieses Stadium würde ungefähr dem in Fig. 13 dargestellten Stadium von *Mesostomum ehrenbergi* entsprechen, wenn man sich dort die Teilung des Mikromers *D* bereits vollzogen denkt. Der Grund, warum ich die Identität der Teilungsvorgänge hier und dort nicht mit voller Sicherheit behaupten kann, liegt darin, daß meine Präparate zufällig keine Bilder enthalten, die die Teilung der zuerst gebildeten Mikromeren *B* und *C* zeigen. Noch mehr Zeit aber, als ich bisher schon dafür verwandt hatte, an die Herstellung weiterer Schnittserien zwecks Erlangung dieser Stadien zu setzen, dazu konnte ich mich in Anbetracht der geringen Wichtigkeit des dadurch etwa zu gewinnenden Ergebnisses nicht entschließen.

Nach dem Achtzellenstadium folgen wie bei *Mesostomum ehrenbergi* die weiteren Teilungen der Blastomeren rasch aufeinander, wie z. B. Fig. 48, ein Schnitt durch ein Stadium von 25 oder 26 Zellen, lehrt, indem von elf hier getroffenen Blastomeren nicht weniger als neun karyokinetische Kerne aufweisen. Durch diese regen Teilungen, deren Verfolgung im einzelnen natürlich ebensowenig möglich ist als bei *Mesostomum ehrenbergi*, steigt die Zahl der Blastomeren sehr schnell; das Resultat des Teilungsprozesses ist daher schließlich hier das gleiche wie dort: die Herstellung eines Haufens zahlreicher und annähernd gleichartiger Blastomeren, der zunächst keinerlei Differenzierungen erkennen läßt und als Embryonalanlage bezeichnet werden soll (Fig. 49).

Während selbstverständlicherweise im Verlauf des Teilungsprozesses die einzelnen Blastomeren an Größe rasch abgenommen haben, hat gleichzeitig die Gesamtmasse der Embryonalanlage gegenüber der Masse der Keimzelle eine beträchtliche Vergrößerung erfahren, wie ein Vergleich der Figg. 42 und 49 unmittelbar lehrt. Ich würde über diese Erscheinung, die gleicherweise auch bei *Mesostomum ehrenbergi* (vgl. Fig. 17 mit den darauf folgenden Figuren) zu beobachten ist, weiter kein Wort verlieren, wenn nicht hier bei *Bothromesostomum personatum* gewisse Besonderheiten zu beobachten wären, die eine Erwähnung nötig machen. Es ist von vornherein klar, daß das Anwachsen des Gesamtvolumens der Blastomerenmasse während ihrer Teilungen durch

Resorption und Assimilation von Teilen der sie umgebenden Dottermasse geschehen muß, da eine Aufnahme von Flüssigkeit von außen her, wie dies bei *Mesostomum ehrenbergi* der Fall ist, nicht stattfindet. Immerhin ist wohl anzunehmen, daß in der Regel die Dotterkugeln vor ihrer Resorbierung erst völlig verflüssigt werden, so daß es sich hier um einen analogen Vorgang wie dort handeln würde; in einzelnen Fällen, besonders bei Eisenhämatoxylinfärbung, kann man aber auch erkennen, daß Dotterpartikelchen direkt ins Innere der Blastomeren aufgenommen werden (*rd* in Fig. 47 *b* und *c*). Den Einwand, daß es sich bei den hier innerhalb der Blastomeren zu beobachtenden schwarz gefärbten Kügelchen um Kunstprodukte, wie Farbstoffniederschläge oder aber um ursprünglich außerhalb der Zellen gelegene und erst beim Schneiden in diese hineinverschobene Dottertröpfchen handeln könnte, glaube ich nach meinen Präparaten ausschließen zu können. Von den in den Blastomeren der Fig 47*b* sichtbaren Karyomeriten unterscheiden sie sich durch ihre Größe und das Fehlen der jene umgebenden hellen Höfe, sowie auch durch etwas andere Färbung, außerdem aber finden sie sich auch in zur Teilung sich vorbereitenden Blastomeren (Fig. 47*c*), wo eine jede Verwechslung mit Karyomeriten ausgeschlossen ist.

3. Entwicklungsvorgänge bis zum Ausschlüpfen des Embryos.

Auch die nunmehr zu schildernden Entwicklungsvorgänge nehmen, von gewissen charakteristischen Unterschieden abgesehen, im großen und ganzen einen ähnlichen Verlauf, wie bei *Mesostomum ehrenbergi*. Ich kann mich daher vielfach auf die dort gefundenen Verhältnisse berufen, was den Gang der Darstellung sehr erleichtert. Denn da es infolge der Undurchsichtigkeit der Dottermasse von *Bothromesostomum personatum* unmöglich ist, die so überaus eigentümlichen Vorgänge bei der Bildung des Embryos auch am lebenden Ei zu studieren, ist man zu ihrer Feststellung ausschließlich auf die Kombination von Serienschnitten angewiesen, deren Verständnis aber ohne die Kenntnis der bei *Mesostomum ehrenbergi* beobachteten Verhältnisse sehr viel schwieriger sein würde.

In dem zuletzt betrachteten Stadium (Fig. 49) bildete die Embryonalanlage einen im Innern der Dottermasse gelegenen, unregelmäßig begrenzten Haufen zahlreicher Zellen, die wie das Vorherrschen der ruhenden Kerne beweist, ihre regen Teilungen eingestellt haben. Da auf den Schnitten keine Zellgrenzen mehr zu erkennen sind, wird wie in den entsprechenden Stadien von *Mesostomum ehrenbergi* ein

syncytiales Verhalten vorgetäuscht; indessen läßt sich durch Zerzupfen lebender Eier nachweisen, daß die einzelnen Blastomeren deutlich gegeneinander abgegrenzt sind.

Man erkennt aber aus Fig. 49 weiter noch folgendes. Die Embryonalanlage ist, wie der Schnitt beweist, nicht kuglig, was bei einer nach allen Seiten hin gleichmäßigen Teilung und Ausbreitung der Blastomeren der Fall sein müßte, sondern etwa scheibenförmig, indem eine ihrer Achsen den beiden andern gegenüber verkürzt erscheint. Gleichzeitig ist die Embryonalanlage im Innern des Eies derart exzentrisch gelegen, daß sie sich ganz innerhalb einer Hemisphäre desselben befindet, und zwar fällt die vertikale Achse dieser Hemisphäre mit der kürzesten der drei Achsen der Embryonalanlage zusammen. Es beweist dies, daß ein bestimmt gerichtetes Wachstum der Embryonalanlage stattfindet, das wie bei *Mesostomum ehrenbergi* eine polare Differenzierung des Eies herbeiführt. Vom Stadium der Fig. 49 ab kann daher an dem Ei mit Rücksicht auf die späteren Verhältnisse eine dorsale und eine ventrale Hemisphäre unterschieden werden: die dorsale enthält ausschließlich Dottermasse (Dotterhemisphäre), innerhalb der ventralen befindet sich die Embryonalanlage; im Gegensatz zu *Mesostomum ehrenbergi* liegt sie jedoch der Eischale (Fig. 49 *s*) nicht direkt an, sondern wird von ihr durch einen verhältnismäßig recht beträchtlichen Streifen von Dottermasse (*d*) getrennt.

Durchmustert man die ganze Serie, von der Fig. 49 den mittelsten Schnitt darstellt, so fällt an ihr weiter nichts Besonderes auf: man findet zuerst einige Schnitte, auf denen nur Dottermasse getroffen ist; dann beginnt die Embryonalanlage sichtbar zu werden; diese breitet sich aus, erreicht schließlich die in Fig. 49 abgebildete größte Ausdehnung und nimmt dann wieder an Größe ab; nachdem sie verschwunden ist, enthalten die Schnitte ebenso wie zu Anfang nur noch Dottermasse.

Betrachtet man dagegen etwas ältere Stadien, so findet man eine Reihe weiterer Veränderungen. Ich verweise hierfür auf Fig. 50 *a*—*i*, wo ich von einem derartigen Ei diejenigen Schnitte gezeichnet habe[1], auf

[1] Zum Verständnis der Figuren sei angeführt, daß in ihnen nur die Gesamtumrisse sowohl der Eihülle wie der Embryonalanlage mit dem Zeichenapparat gezeichnet worden sind. Die Zellen der Embryonalanlage sind dagegen in dem Umriß derselben nur schematisch durch kleine Kreischen angedeutet, die Kugeln der Dottermasse aber, die in dem Raum zwischen der die Eischale bezeichnenden äußeren Umrißlinie und der Embryonalanlage gelegen sind, überhaupt nicht gezeichnet worden.

denen die Embryonalanlage getroffen ist, während die übrigen Schnitte der Serie, die nur Dottermasse enthalten, selbstverständlich fortgelassen worden sind. Man ersieht hier zunächst aus den Schnitten *b—f*, daß die Hauptmasse der Embryonalanlage sich in zwei annähernd symmetrische Hälften (*gh, gh*) gesondert hat, während auf den beiden folgenden Schnitten *g* und *h* in der Mitte, also gerade an der Stelle, wo auf den vorhergehenden Schnitten die trennende Ebene zwischen den beiden symmetrischen Hälften hindurchging, eine kuglige Zellenanhäufung (*ph*) zu erkennen ist. Nach den Verhältnissen, die wir von *Mesostomum ehrenbergi* kennen gelernt haben, kann es keinem Zweifel unterliegen, wie diese Befunde zu deuten sind: es handelt sich hier um eine Embryonalanlage, die dem in Fig. 26 dargestellten Stadium von *Mesostomum ehrenbergi* entspricht, und zwar stellen die Schnitte der Fig. 50 schräge Querschnitte durch dieselbe dar (etwa in derselben Richtung, die die in Fig. 25 eingetragenen, mit 23 bezeichneten Pfeile angeben). Durch die symmetrische Sonderung (Schnitt *b—f*) ist zunächst die Bilateralität der Embryonalanlage hergestellt worden, indem die Achse, in der diese Sonderung durch die Embryonalanlage verläuft, zu der Dorsoventralachse, die bereits im Stadium der Fig. 49 gegeben war, senkrecht steht und mit ihr die Medianebene bestimmt. Gleichzeitig sind auf den Schnitten aber auch schon die ersten Organanlagen erkennbar, indem die Verdickungen *gh, gh* der Schnitte *c—e* die paarige Anlage des Gehirns, die zentrale unpaare Zellenanhäufung *ph* auf den Schnitten *g* und *h* dagegen die erste Anlage der Pharyngealmasse darstellt. Dadurch wird die völlige Orientierung der in den Schnitten der Fig. 50 wiedergegebenen Embryonalanlage ermöglicht: Schnitt *a* hat ihr Vorder-, Schnitt *i* ihr Hinterende getroffen.

Die Richtigkeit der soeben vorgetragenen Deutung wird unmittelbar durch die Betrachtung der folgenden Stadien (Fig. 51) bewiesen. Die in Fig. 51 *a—g* abgebildete Serie stellt sieben aufeinanderfolgende Schnitte dar, die man sich als etwas schräge Frontalschnitte durch eine etwas ältere Embryonalanlage als Fig. 50 zu denken hat. Auch hier findet man vorn (Schnitt *b* und *c*) zuerst die paarige Gehirnanlage (*gh, gh*) — als solche durch die paarige Ausbildung der Leydigschen Punktsubstanz deutlich charakterisiert — getroffen, während auf Schnitt *d* (vgl. dazu Fig. 31 von *Mesostomum ehrenbergi*) sodann die Anlage der Pharyngealmasse sichtbar wird. Man erkennt gleichzeitig aber schon hier, daß sich von ihr nach hinten zu eine streifenförmige Masse abzusondern beginnt, die der ersten Anlage des zukünftigen

Genitalapparates entspricht. Es differenzieren sich also auch bei *Bothromesostomum personatum* ebenso wie bei *Mesostomum ehrenbergi* Schlund- und Genitalanlage (*ph* + *gn* in Schnitt *d* und *e*, Fig. 51) erst nachträglich aus einer anfangs gemeinsamen Anlage (*ph* in Schnitt *g* und *h*, Fig. 50).

Dank der Kenntnis der vorher bei *Mesostomum ehrenbergi* konstatierten Verhältnisse gelingt es leicht, die aus den Schnitten der in den Figg. 50 und 51 abgebildeten Serien von *Bothromesostomum personatum* sich ergebenden Entwicklungsvorgänge, die die Herstellung der bilateralen Symmetrie und die Bildung der ersten Organanlagen innerhalb der Embryonalanlage herbeiführen, zu verstehen. Da ich aber zu Beginn meiner Untersuchungen nur über ganz spärliches Material von *Mesostomum ehrenbergi* verfügte und im wesentlichen auf die Untersuchung der Sommereier von *Bothromesostomum personatum* angewiesen war, wird man es begreifen, welche Schwierigkeiten es bereitete, aus der Fülle der oft recht bizarren Bilder, die die Embryonalanlage auf den Schnittserien durch die ohne vorherige Orientierung aufs Geratewohl geschnittenen Sommereier darbot, ein Verständnis der komplizierten und dabei so eigenartigen Entwicklungsvorgänge zu gewinnen.

Wie bei *Mesostomum ehrenbergi* so erfolgt auch hier die Herstellung der bilateralen Symmetrie und die Bildung der ersten Organanlagen, ohne daß an der Embryonalanlage irgend welche Spuren einer Differenzierung von Keimblättern zu erkennen sind. Daher kommt es, daß ebenso wie dort erst jetzt, also in einem verhältnismäßig späten Stadium, die Ausbildung der Epidermis beginnt.

Die Differenzierung der Epidermis nimmt hier, bei *Bothromesostomum personatum*, etwas längere Zeit in Anspruch und die dabei sich abspielenden Vorgänge lassen sich daher klarer beobachten als bei *Mesostomum ehrenbergi*, wo die ganze Bildung sich sehr rasch vollzieht. Ich werde daher hier bei der Darstellung der dabei zutage tretenden Verhältnisse etwas ausführlicher zu verweilen haben.

Ehe ich jedoch auf die Schilderung der Epidermisbildung selbst eingehen kann, muß ich noch einen Umstand hervorheben, durch den sich die Art und Weise, in der bei *Bothromesostomum personatum* die bilaterale Symmetrie der Embryonalanlage hergestellt wird, von den bei *Mesostomum ehrenbergi* zu beobachtenden Verhältnissen unterscheidet. Bei dem letzteren gibt sich die Ausbildung der Bilateralität darin zu erkennen, daß die Zellen der Embryonalanlage sich zu beiden Seiten der Medianebene symmetrisch anordnen, ohne daß ein wirklicher Längsspalt zwischen beiden Hälften der Embryonalanlage zustande

kommt (vgl. Fig. 23). Bei *Bothromesostomum personatum* dagegen weicht die Embryonalanlage bei dem ersten Auftreten der bilateralen Symmetrie (Fig. 50) tatsächlich in zwei deutlich voneinander getrennte Hälften auseinander, die nur vorn durch die ineinander übergehenden Gehirnganglien (Schnitt *c*), ventral durch eine schmale Zellenbrücke (Schnitt *e* und *f*) und hinten durch die kuglige Masse der Pharyngealanlage (Schnitt *g* und *h*) miteinander in Verbindung stehen. Dieser mediane — wenn auch, wie gesagt, die Embryonalanlage nicht vollständig durchschneidende — Längsspalt, der selbstverständlich von Dottermasse ausgefüllt wird (vgl. Fig. 53, Schnitt *b*), bleibt auch während der nun folgenden Stadien (Figg. 51, 52, 53) bestehen und gibt sich darin zu erkennen, daß die Embryonalanlage dorsal durch einen mächtigen Dotterpfropf der Länge nach tief ausgehöhlt wird, während sie ventral durch einen in der Medianebene längs verlaufenden, verhältnismäßig schmalen Dotterstreifen (*d* in Fig. 52, Schnitt *a* und *b*) rinnenartig eingebuchtet wird.

Mit dieser Trennung der Embryonalanlage in zwei symmetrische Hälften hängt nun die paarige Anlage der Epidermis, wie sie hier bei *Bothromesostomum personatum* vollkommen klar in Erscheinung tritt — während sie bei *Mesostomum ehrenbergi* sehr wenig deutlich war — aufs innigste zusammen. Die ersten Anfänge der Epidermisbildung sind bereits in Stadien zu erkennen (Fig. 52), wo die paarigen Gehirnanlagen (Schnitt *a*, *gh*) noch nicht zu dem unpaaren Gehirn verschmolzen sind. Man bemerkt hier, daß jederseits die Zellen der ventralen peripherischen Schicht (*ep*) sich von den übrigen etwas absondern und zwar beginnt diese Sonderung in der Gegend der beiden Gehirnganglien (Schnitt *a*), während sie weiter nach hinten (Schnitt *b*) weniger deutlich ist. Mit vollkommener Bestimmtheit aber läßt sich schon hier feststellen, daß diese Anlage der Epidermis der paarigen Gehirnanlage entsprechend von vornherein paarig auftritt und daß ihre beiden symmetrischen Hälften von Anfang an durch den ventral in die Embryonalanlage sich vorwölbenden medianen Dotterlängsstreifen (*d*) völlig voneinander getrennt werden. In den folgenden Stadien schreitet die Differenzierung der Epidermis auf der Ventralseite allmählich von vorn nach hinten fort, indem die Zellen der peripherischen Schicht allmählich mehr und mehr an Plasma gewinnen und unter Annahme einer annähernd kubischen Gestalt sich egalisieren und zu einer epithelialen Schicht zusammenschließen. Auf diese Weise entstehen allmählich zwei symmetrische Epidermishälften (*ep* in Fig. 53 *a*—*c*), die schließlich die Embryonalanlage, in der

inzwischen durch Verschmelzung der beiden Hirnganglien das unpaare Gehirn sich gebildet hat (*gh* in Fig. 53, Schnitt *a*), in ihrer ganzen Ausdehnung ventral und seitlich überkleiden, ohne doch irgendwie in der ventralen Mittellinie miteinander zusammenzuhängen. Der ventrale Dotterlängsstreifen bildet auch hier, wiewohl er schwächer geworden ist, noch immer das Hindernis für die Vereinigung der beiden Epidermishälften.

Diese so überaus charakteristische Paarigkeit der Epidermisanlage hat aber eine weitere, höchst eigentümliche Erscheinung zur Folge, die aus den Figg. 52 (Schnitt *b*) und 53 (Schnitt *c*) ohne weiteres sich ergibt. Während nämlich bei *Mesostomum ehrenbergi* das Pharyngealepithel aus einer soliden, in die kuglige Anlage der Pharyngealmuskulatur sich hineinstülpenden Einwucherung der Epidermis — deren paarige Hälften sich ja unmittelbar nach ihrer Entstehung ventral vereinigen — hervorgeht (vgl. Fig. 32 *phe*), ist das hier bei *Bothromesostomum personatum* nicht der Fall und zwar deshalb, weil zur Zeit, wo die Schlundauskleidung sich bildet, in der Mitte der Bauchseite unterhalb der Anlage der Schlundmuskulatur (*ph* in Schnitt *b*, Fig. 52) noch keine Epidermis vorhanden ist. Infolgedessen geht hier die Bildung der Schlundauskleidung auf eine ganz andre Weise vor sich. Man erkennt aus Schnitt *b* in Fig. 52, daß hier die Kerne der innersten Zellen (*phe*) der Pharyngealmasse (*ph*) etwas auseinanderweichen und sich in einer ganz bestimmten Weise anordnen, die durchaus der typischen Gestalt entspricht, die das zukünftige Schlundepithel besitzt. Dieses entsteht dann in den folgenden Stadien, indem die in dem Schnitt *b* der Fig. 52 nur durch ihre besondere Anordnung charakterisierten Zellen im Innern der Pharyngealmasse sich zu einer einheitlichen, epithelialen Schicht zusammenschließen (*phe* in Schnitt *c*, Fig. 53) und sich gegen die übrigen Zellen der Schlundmuskulaturanlage durch eine scharfe Grenzlinie absetzen, während gleichzeitig nach innen zu ein Lumen auftritt. Die Gestalt des derart gebildeten Pharyngealepithels ist im wesentlichen die gleiche, wie wir sie seinerzeit bei *Mesostomum ehrenbergi* (vgl. Fig. 33 *phe*) kennen gelernt hatten, wie besonders daraus hervorgeht, daß auch hier von vornherein die Anlagen der beiden Pharyngealtaschen angedeutet sind. Die Art und Weise der Entstehung ist aber hier und dort himmelweit verschieden: was dort aus einer Einstülpung des ventralen Epithels hervorgegangen ist, ist hier vollkommen unabhängig von der Epidermis entstanden, die ja, wie der Querschnitt *c* der Fig. 53 lehrt, in beträchtlicher Entfernung rechts und links vom Pharynx aufhört.

Das Pharyngealepithel wird vielmehr hier bei *Bothromesostomum personatum* in loco differenziert, d. h. es wird am Orte seiner definitiven Lage innerhalb der Zellen der Schlundmuskulaturanlage gebildet.

Beinahe noch schöner als an den Querschnitten läßt sich die von der Epidermis unabhängige Differenzierung der Schlundauskleidung auf Sagittalschnitten demonstrieren. Ich verweise hierfür auf Fig. 55, die einen derartigen, etwas schrägen Sagittalschnitt darstellt. Wäre der Schnitt genau sagittal ausgefallen, so würden auf ihm außer vorn am Gehirn (*gh*) überhaupt keine Epidermiszellen (*ep*) zu erkennen sein, da in der Mittellinie der Bauchseite der bereits mehrfach beschriebene Dotterlängsstreif (*d*) sich in die Embryonalanlage vorwölbt und daher hier den Zusammenschluß der beiden Epidermishälften verhindert. Da derartige Bilder aber viel weniger instruktiv sind, habe ich statt dessen einen etwas schräg ausgefallenen Schnitt gewählt, dessen Schnittrichtung durch die in dem schrägen Frontalschnitt der Fig. 56 eingetragenen, mit den Zahlen 55 bezeichneten Pfeile angedeutet wird. Man findet hier vorn zunächst die rechte Gehirnhälfte (*gh*) getroffen und diese in ihrer ganzen Ausdehnung von der Epidermis (*ep*) überkleidet. Nach der Mitte des Schnittes zu hört ventralwärts die Epidermis auf, und es tritt statt dessen der in der Mittellinie gelegene ventrale Dotterlängsstreif in Erscheinung. Geht man weiter nach hinten, so hört, nachdem man die Mittellinie überschritten hat, der Dotterlängsstreif wieder auf, und man erkennt nunmehr wieder ein Stück Epidermis (ep_1), das diesmal aber der linken Epidermishälfte angehört, die der von rechts vorn nach links hinten verlaufende Schnitt hier getroffen hat. In der Mitte des Schnittes findet man den kugligen Pharynx (*ph*) und dahinter den Anschnitt der Genitalanlage (*gn*). Im Innern der Pharyngealmasse ist das Schlundepithel in seiner typischen Gestalt ausgebildet; seine vollständige Unabhängigkeit von der Epidermis leuchtet wohl auf den ersten Blick ein. In gleicher Weise ist das Fehlen eines Zusammenhangs zwischen der Epidermis (*ep*) und dem Pharyngealepithel (*phe*) auch aus dem in Fig. 56 dargestellten, schrägen (vgl. die mit 56 bezeichneten Pfeile in Fig. 55) Frontalschnitt durch eine Embryonalanlage des gleichen Alters zu erkennen. Die Figur ist besonders lehrreich, wenn man sie mit dem in Fig. 35 abgebildeten, ganz ähnlich geführten Schnitt durch ein entsprechendes Stadium von *Mesostomum ehrenbergi* vergleicht, wo natürlicherweise Epidermis und Schlundepithel direkt ineinander übergehen.

Wie aus den Figg. 52—56 hervorgeht, hat sich während der Entwicklungsvorgänge, die die Differenzierung der Epidermis herbeiführen, die Embryonalanlage mehr und mehr der Eihaut der ventralen Hemisphäre genähert, so daß sie dieser schließlich teilweise, und zwar so weit als die Epidermis ausgebildet ist, — also lateralwärts — direkt anliegt (Figg. 55, 56). Der vollständige Kontakt zwischen Embryonalanlage und Eihaut wird dagegen durch ebendenselben ventralen Dotterstreifen, der sich zwischen die beiden Hälften der Epidermis einkeilt (Fig. 55), zunächst noch verhindert. So kommt es, daß hier bei *Bothromesostomum personatum* ein Stadium, das dem in den Figg. 28 und 33 abgebildeten Stadium von *Mesostomum ehrenbergi* entspräche, zunächst noch nicht erreicht wird. Während man dort (vgl. Fig. 28*a*) die Embryonalanlage mit einer Schüssel vergleichen konnte, deren periphere Wand von der einheitlichen Epidermis gebildet wurde, müßte man hier, wenn man den Vergleich auch auf *Bothromesostomum personatum* übertragen wollte, betonen, daß die von der Embryonalanlage gebildete Schüssel an ihrer Peripherie einen ventralen, medianen Längssprung — den Zwischenraum zwischen den beiden Epidermishälften — aufweist, einen Längssprung, der aber dadurch verkittet ist, daß er von dem ventralen Dotterlängsstreifen ausgefüllt wird.

Erst längere Zeit nach erfolgter Bildung des Schlundepithels schließt sich die Epidermis auch an der Bauchseite und zwar derart, daß die beiden Epidermishälften sich ganz allmählich längs der ventralen Mittellinie von vorn nach hinten in einer Längsnaht vereinigen, wobei gleichzeitig der zwischen Embryonalanlage und Eihaut gelegene Dotterstreifen resorbiert wird. Die Anfänge dieses Vorgangs sind aus den sukzessiven Frontalschnitten der Fig. 54 ersichtlich. Der vorderste Schnitt (*a*) weist bereits eine einheitliche und der Eihaut direkt anliegende Epidermis auf, auf dem ventralwärts darauf folgenden Schnitt ist die Vereinigung der beiden Epidermishälften durch eine von der Gehirnmasse sich abspaltende Zelle (*x*) erkenntlich, während auf den folgenden Schnitten die Epidermis in der Mitte weit klafft und dementsprechend auch Dotterkugeln zwischen Embryonalanlage und Eihaut sich finden. Indem nun die hier in Fig. 54 erst beginnende Vereinigung der beiden Epidermishälften in der gleichen Weise unter Resorption des Dotterlängsstreifens allmählich weiter von vorn nach hinten fortschreitet, kommt es schließlich dahin, daß die ganze Ventralseite der Embryonalanlage von einer einheitlichen Epidermisschicht überzogen wird, die der Eihaut überall unmittelbar anliegt. Der direkte Kontakt zwischen Epidermis und Eihaut bezieht sich jedoch

nur auf die Ventralseite; dorsalwärts dagegen ragt die Epidermis zunächst noch allseitig, soweit sie überhaupt gebildet ist, mit unregelmäßigen Zacken zwischen die Dotterkugeln hinein (Fig. 55), um zwischen ihnen alsdann aufzuhören. Auf diese Weise kommen überaus eigentümliche Bilder zustande, wie z. B. der in Fig. 57 dargestellte, ein wenig schräg ausgefallene Frontalschnitt zeigt (vgl. die mit 57 bezeichneten Pfeile in Fig. 55, die die Schnittrichtung andeuten). Die Epidermis ist hier, soweit sie vom Schnitt getroffen ist, ringsum von Dottermasse umgeben, ihr kontinuierlicher Verband hört allmählich nach hinten zu, da die Schnittrichtung hier dorsalwärts ansteigt, auf; nur einzelne Zellen bezeichnen hier an den Stellen, wo der Schnitt die dorsalen zackigen Ausläufer der Epidermis getroffen hat, ihren Verlauf. Man erkennt hier so recht die Schüsselform der Embryonalanlage, in die sich die Dottermasse der dorsalen Eihemisphäre überall hineinsenkt (vgl. auch Fig. 55). Im Zentrum der Schüssel liegt, gefolgt von der Genitalanlage, die kuglige Pharynxanlage, von der auf dem Schnitt der Fig. 57 nur die dorsale Vorwölbung der epithelialen Auskleidung, die die Anlage der inneren Pharyngealtasche (*pht.i*) darstellt, getroffen ist.

Die derart durch Abspaltung der peripheren Zellenlage an der Ventralseite der Embryonalanlage gebildete Epidermisschicht enthält aber, wie bei *Mesostomum ehrenbergi*, bereits das Material für die gesamte Hautbedeckung des zukünftigen jungen Wurmes, indem die epitheliale Bekleidung der Rückenseite nicht etwa durch Differenzierung neuer Epidermiszellen hergestellt wird, sondern vielmehr dadurch, daß die Zellen der ventralen Schicht sich mehr und mehr abplatten und in die Breite und Länge strecken, wie aus der Verteilung und Anordnung ihrer Kerne (Fig. 58 *ep*) ohne weiteres hervorgeht. Infolgedessen schiebt sich die Epidermis unter Resorption der zwischen ihr und der Eihaut gelegenen Dottermasse allmählich längs der Eihaut mehr und mehr dorsalwärts in die Höhe und umwächst auf diese Weise nicht nur die Embryonalanlage, sondern auch die dorsale Dotterhemisphäre (Fig. 58). Auch hier wird also ähnlich wie bei *Mesostomum ehrenbergi* infolge der Umwachsung der Dottermasse der Embryo nicht von der Embryonalanlage allein, sondern von dieser im Verein mit der Dottermasse gebildet; wenn auch die letztere hierbei nur die ausschließlich passive — und vergängliche — Rolle spielt, einen Raum innerhalb des Embryos auszufüllen, der späterhin von andern Bildungen des Embryos selbst — Darm und Parenchym — eingenommen wird.

Während dieser Umwachsung der Dottermasse durch die Epidermis geht gleichzeitig die Ausbildung des Pharyngealapparates vor sich, dessen Anlage wir in Fig. 55 kennen gelernt hatten. Auf die Einzelheiten dabei einzugehen, kann ich mir ersparen, da, wie die Figg. 58 und 59 lehren, der ganze Vorgang — sowohl die Bildung der beiden Pharyngealtaschen wie die Differenzierung der Muskulatur, der Pharyngealzellen und der Bewimperung — genau den gleichen Verlauf nimmt, wie ich ihn von *Mesostomum ehrenbergi* ausführlich beschrieben habe (S. 247 ff.). Auch was die Entwicklung des definitiven Gehirns (*gh*) aus der ursprünglich paarigen Anlage (Figg. 50—52) betrifft, genügt nach der früheren Beschreibung der entsprechenden Verhältnisse von *Mesostomum ehrenbergi* wohl der einfache Hinweis auf die Figg. 50—57.

Mit der vollendeten Umwachsung der Dottermasse durch die Epidermis ist sodann aber auch die Embryonalentwicklung bei *Bothromesostomum personatum* beendet, da der Embryo — ohne daß inzwischen weitere Veränderungen an ihm sich vollzogen haben — unmittelbar, nachdem die Epidermis allseitig gebildet ist, und die letzten der zwischen ihr und der Eihaut gelegenen Dotterkugeln resorbiert sind, sich mit Wimpern bedeckt, die Eischale sprengt und ausschlüpft. Das Sprengen der Eischale wird dadurch vorbereitet, daß ein etwa ein Drittel des Gesamtumfanges betragendes Schalenstück sich etwas stärker zusammenkrümmt und sich infolgedessen kappenartig von der übrigen Schale absetzt. In der kreisförmigen Zirkumferenz dieses kappenartigen Stückes scheint durch diesen Vorgang ein locus minoris resistentiae geschaffen zu werden, jedenfalls erfolgt regelmäßig in ihrem Verlauf der den Embryo von seiner Umhüllung befreiende Sprung der Schale und zwar meist derart, daß das abspringende kappenartige Stück sich nicht sofort vollständig abtrennt, sondern zunächst noch an einer Stelle dem übrigen Schalenrest — wie ein Deckel — ansitzen bleibt.

Durch dieses frühzeitige Ausschlüpfen der Jungen von *Bothromesostomum personatum* ist scheinbar ein Unterschied gegenüber den bei *Mesostomum ehrenbergi* sich findenden Verhältnissen gegeben, da sich eine große Zahl der Entwicklungsvorgänge, die sich dort noch an dem in der Eischale eingeschlossenen Embryo abspielen, hier erst postembryonal vollzieht. Immerhin ist das Ausschlüpfen der Jungen auch hier nicht etwa identisch mit ihrer Geburt; vielmehr bleiben sie während der ganzen, im folgenden Abschnitt zu beschreibenden postembryonalen Entwicklungsvorgänge im Innern des Mutter-

tieres eingeschlossen, in dessen weitgedehnten Uterusräumen sie sich lebhaft umherbewegen. Auch die Schalenreste bleiben zunächst noch im Uterus des Muttertieres liegen, um erst allmählich, wie dies auch bereits Fuhrmann (1894) beobachtet hat, durch die Geschlechtsöffnung herausgeschafft zu werden.

4. Postembryonale Entwicklungsvorgänge bis zur Geburt der Jungen.

Die eben ausgeschlüpften Jungen von *Bothromesostomum personatum* unterscheiden sich von dem in Fig. 58 abgebildeten Embryonalstadium wesentlich nur dadurch, daß ihre Epidermis vollständig entwickelt ist und Wimpern trägt, sowie durch einen etwas höheren Ausbildungsgrad des Pharyngealapparates (ähnlich wie in Fig. 59). Das Hirn ist zunächst noch augenlos und die ganze Körpergestalt nur sehr wenig gestreckt, noch fast kuglig zu nennen. Vom Darm ist noch keine Spur zu erblicken, vielmehr wird der ganze von der Epidermis umschlossene Innenraum der Tiere — von Hirn, Pharynx, Genitalanlage und zwei bis drei Reihen peripher gelegener, noch undifferenzierter Zellen abgesehen — vollständig von den stark lichtbrechenden Dotterkugeln ausgefüllt.

In den nächsten Stadien nun streckt sich der junge Wurm etwas mehr in die Länge (Fig. 59), bleibt aber zunächst im Querschnitt noch immer fast völlig drehrund (Fig. 60), um sich erst später auch im Querdurchmesser etwas abzuplatten. Mitunter findet man alsdann den Pharynx etwas hinter der Körpermitte gelegen (Fig. 59), wie dies auch Fuhrmann (1894) und Jaworowski (1886) angeben. Allerdings habe ich ihn niemals so weit nach hinten verlagert gefunden, daß eine Ähnlichkeit mit den für die Gattung *Opistomum* typischen Verhältnissen auch nur annähernd angedeutet gewesen wäre, wie dies Jaworowski beobachtet haben will. Auf keinen Fall aber darf in dieser Verlagerung, selbst wenn sie sich gelegentlich wirklich derart hochgradig ausgeprägt darstellen sollte, ein Hinweis darauf erblickt werden, daß der Pharynx der Mesostomiden ursprünglich ähnlich wie bei den Opistomiden in der hinteren Körperhälfte gelegen hätte, oder gar darauf, daß die letzteren als die Stammformen der ersteren anzunehmen seien (Jaworowski).

Unmittelbar nach dem Ausschlüpfen besitzen die jungen Tiere noch kein Pigment und erscheinen daher zunächst rein schneeweiß. Erst etwas später findet sich ein bräunliches, körniges Pigment und zwar zuerst ausschließlich an der Ventralseite unterhalb der Epidermis (Fig. 59 *pg*). Es ist ein höchst reizvoller Anblick, die jungen Tiere

dieses Stadiums, wenn man sie aus dem Muttertier befreit hat, zu beobachten, wie sie rasch und behend umherschwimmend sich unaufhörlich um ihre Längsachse drehen und dabei ihre bräunliche Bauchseite und ihre schneeweiße Rückenseite in stetem Wechsel sichtbar werden lassen. Die Zellen der Epidermis selbst sind anfangs frei von Pigment (Fig. 59) und weisen statt dessen nur die feine fibrilläre Strichelung auf, die ich schon bei *Mesostomum ehrenbergi* als den Anfang der Stäbchenbildung gedeutet habe. In etwas älteren Stadien tritt jedoch auch in ihrem Innern und zwar zunächst ebenfalls nur an der Ventralseite ein gelbbräunliches Pigment auf (Fig. 61, 62), das in den Zellen, wie man besonders am Vorder- und Hinterende des Körpers, wo die Epidermis etwas verdickt ist, erkennen kann, jeweils nur den peripheren Abschnitt einnimmt, die basale Hälfte aber frei läßt. Allmählich breitet sich sodann sowohl das unter wie innerhalb der Epidermis gelegene Pigment von der Bauchseite lateralwärts zur Rückenseite aufsteigend mehr und mehr über den ganzen Körper aus, so daß schließlich die Tiere vollständig pigmentiert sind; ihre Farbe ist zunächst hellbraun, wird aber bei zunehmender Dichtigkeit der Pigmentierung allmählich immer dunkler.

Um nunmehr, wie bei *Mesostomum ehrenbergi* zur Betrachtung der an den einzelnen Organsystemen sich weiterhin noch abspielenden Entwicklungsvorgänge überzugehen, so ist zunächst vom Hirn zu erwähnen, daß sich von ihm aus das periphere Nervensystem (vgl. Fig. 56 *ln*) in ganz ähnlicher Weise entwickelt, wie es dort beschrieben wurde. Auch die Entstehung der Augen nimmt einen ähnlichen Verlauf wie dort, besonders was den Umstand betrifft, daß auch hier die Bildung der von der Leydigschen Punktsubstanz nach vorn zu den Augen ziehenden Faserzüge (Fig. 56 *aun*) der Bildung der Augen selbst vorausgeht. Gegenüber den bei *Mesostomum ehrenbergi* sich findenden Verhältnissen ist jedoch insofern ein Unterschied vorhanden, als die Augen nicht inmitten des Gehirns in unmittelbarer Nähe der Punktsubstanz entstehen, sondern ganz an seinem vorderen Ende durch Differenzierung der vordersten (Figg. 59, 61 *au*), an der Ursprungsstelle der vorderen Längsnerven (Fig. 62 *vn*) gelegenen Ganglienzellen. Im übrigen bedarf das Verhalten der Sehzellen mit ihrer gegen den Pigmentbecher zugekehrten Stiftchenkappe (Fig. 62 *sz*) keiner weiteren Beschreibung.

Auch der Schlundapparat verhält sich, wie bereits angegeben, fast genau so wie bei *Mesostomum ehrenbergi*, vor allem finden sich auch hier die beiden charakteristischen Vierergruppen von Zellen mit

ihren ins Kreuz gestellten Kernen, die die innere Ausbildung des Schlundbulbusrohres liefern (Figg. 59, 61, 62). In Fig. 62 habe ich das zierliche Bild, das ein Querschnitt durch den Pharynx auf diesem Stadium liefert, in möglichst getreuer Weise dargestellt. Daß der äußere Mund, ebenso wie bei *Mesostomum ehrenbergi*, durch eine sekundäre Epidermiseinstülpung entsteht, zeigen die Figg. 59 und 61 (*m*) aufs deutlichste, ebenso ist aus ihnen auch zu erkennen, daß die äußere Pharyngealtasche gegen den Mundbecher zunächst abgeschlossen bleibt.

Was das Wassergefäßsystem betrifft, dessen Entstehung aus den Figg. 60 *a* und *b* (*wg*) ersichtlich ist, so ist auch hier nichts Neues zu berichten, in gleicher Weise schließt sich auch das Verhalten des Genitalapparates vollkommen an die bei *Mesostomum ehrenbergi* beschriebenen Verhältnisse an.

Wesentlich anders verläuft dagegen hier die Entwicklung von Darm und Leibeshöhlenparenchym. Wie bereits erwähnt, findet sich bei den soeben aus der Eischale ausgeschlüpften Jungen noch keine Spur von beiden Bildungen, ihre Entstehung fällt vielmehr vollkommen in postembryonale Stadien und geht auf eine ebenso eigenartige, wie einfache Weise vor sich. Es treten nämlich inmitten der Masse der Dotterkugeln, die das ganze Tier ausfüllen, zuerst meist mehrere kleinere, wahrscheinlich von Flüssigkeit (nach Verflüssigung der Dotterkugeln) erfüllte Hohlräume auf, die zunächst von keinerlei Zellen umgeben sind. Diese Hohlräume fließen über dem Schlunde allmählich zu einem einzigen größeren Raum zusammen, der vorn bis in die Gehirngegend, hinten bis zur Genitalanlage reicht und damit die erste Anlage des Darmes bildet (Fig. 59 *dl*), indessen aber bloß das nackte Lumen desselben darstellt, da es ringsum von Dotterkugeln umgeben wird, aber noch keine epitheliale Auskleidung besitzt. Diese entsteht erst sekundär und zwar teilweise von den Zellen aus, die bereits in Stadien wie Fig. 55 dorsal der innern Pharyngealtasche aufsitzend zu erkennen sind — die also ähnlich wie die entsprechenden Zellen von *Mesostomum ehrenbergi* (vgl. Fig. 36 *da*) die am frühesten differenzierten Darmzellen (Fig. 59 *da*) zu sein scheinen — und teilweise von den zwei bis drei Schichten indifferenter Zellen, die, wie schon mehrfach ausgeführt, die Tiere in ihrem ganzen Umfange umgeben und sich anscheinend durch direkte und indirekte Teilungen rasch vermehren. Von diesen Zellen (*da*) findet man zuerst einzelne (Fig. 59), dann mehrere (Fig. 60 *a*) an den Rand des das Darmlumen bildenden Hohlraumes vorgerückt, sie treten alsdann allmählich miteinander in Verbindung und umgeben schließlich

als einheitliche Schicht das Darmlumen vollständig (Fig. 61 *da*). Anfangs sind es noch verhältnismäßig wenig Zellen, die das Darmepithel bilden; es gesellt sich aber allmählich zu diesen ersten Darmzellen noch eine Anzahl ursprünglich zu den indifferenten Zellen gehöriger Zellen hinzu, so daß schließlich das Darmepithel mehr und mehr die massige Gestalt gewinnt, die es im definitiven Zustand besitzt, während gleichzeitig dadurch das anfangs sehr weite Darmlumen bis auf einen schmalen Längsspaltraum reduziert wird (Fig. 62 *dl*). Der Durchbruch der innern Pharyngealtasche in den Darm bereitet sich schon in etwas jüngeren Stadien vor, wie Fig. 60 *b* zeigt.

Auf genau die gleiche Weise wie die Herstellung des Darmes erfolgt aber gleichzeitig auch die Bildung der »Spaltleibeshöhle«, die hier ihren Namen im wahren Sinne des Wortes verdient. Außer in der Gegend des Darmes entstehen nämlich auch vor, hinter und neben ihm ähnliche Spalträume (*sh*) innerhalb der Dottermasse, die zunächst ohne zellige Auskleidung (Fig. 60 *a* und *b*) die ersten Anfänge der Schizocölbildung darstellen. Erst später treten dann auch an sie einzelne der indifferenten Zellen heran (Fig. 61 *sh*), um sie schließlich mehr oder minder vollständig zu umgeben und so das eigentliche zentrale Leibeshöhlenparenchym zu bilden. Etwas verschieden davon stellen sich die peripheren Teile des Parenchyms dar, das dorsal (Fig. 61 *pad*) ein lockeres, großmaschiges Geflecht, ventral (*pav*) dagegen ein äußerst dichtes Filzwerk bildet. Gleichzeitig entstehen ebenfalls auf Kosten indifferenter Zellen die übrigen histologischen Bildungen des Parenchyms, namentlich die Muskulatur und die zahlreichen Drüsenzellen des Körpers, auf die hier näher einzugehen zu weit führen würde. Ich möchte nur noch auf die ventral vom Gehirn auftretenden großen Drüsenzellen (Fig. 61 *dr*) hinweisen, die in den schon von O. Schmidt (1848) beschriebenen, genau in der Mittellinie zwischen Hirn und Schlund gelegenen ventralen Hautblindsack münden, dessen Entstehung in Gestalt einer unpaaren, nach innen zu Y-förmig sich gabelnden, aber blindendigenden Einstülpung der Epidermis ebenfalls in diese Stadien fällt. Die Funktion dieses eigentümlichen Organs, das von O. Schmidt als eine vordere Mündung des Wassergefäßsystems angesehen wurde, ist völlig unbekannt. Trotzdem bereits Braun (1885) festgestellt hat, daß dieser Hautblindsack nichts mit den Exkretionskanälen zu tun hat, ist nach ihm Jaworowski (1886) doch wieder für einen Zusammenhang beider Bildungen eingetreten, was aber nach meinen Beobachtungen sicher unrichtig ist.

In älteren Stadien schwinden sodann die im Innern (Fig. 61 *d*) des Körpers gelegenen Dotterkugeln mehr und mehr, womit gleichzeitig eine auffällige Vermehrung der indifferenten Zellen des Parenchyms Hand in Hand geht (Fig. 62). Ich möchte auf diese Vermehrung, die in gleicher Weise auch bei den Tricladen zu beobachten ist, ein ganz besonderes Gewicht legen, da sie mir die Erklärung für die so überaus hohe Regenerationsfähigkeit der Turbellarien zu liefern scheint.

In Stadien wie Fig. 62, welcher Schnitt von einem noch in der Mutter eingeschlossenen Tier stammt, sind die Jungen reif zur Geburt. Sie unterscheiden sich alsdann von den erwachsenen Tieren außer durch ihre Kleinheit und etwas geringere Pigmentierung wesentlich nur noch durch die unvollständige Ausbildung ihres Geschlechtsapparates.

C. Die Entwicklung der Sommereier von Mesostomum lingua und productum.

Während die in meiner vorläufigen Mitteilung (1899) gemachten Angaben sich auf *Mesostomum productum* beziehen, habe ich mich bei meinen weiteren Untersuchungen wesentlich an *Mesostomum lingua* gehalten, da mir von dieser Species aus dem neben dem zoologischen Institut gelegenen Teich des botanischen Gartens in bequemster Weise zu erlangendes Untersuchungsmaterial in reichlicher Menge zur Verfügung stand, während die Exemplare von *Mesostomum productum* in größerer Zahl nur in entfernteren Tümpeln und Gewässern der Umgebung Straßburgs erbeutet werden konnten. Es war dies für die Ergebnisse der Untersuchung deshalb gleichgültig, weil sowohl der Bau der Eier beider Species wie der Verlauf ihrer Entwicklung im wesentlichen der gleiche ist. Es ist aber zu beachten, daß der folgenden Darstellung, ebenso wie den Figuren der Taf. XIX, der größeren Einheit halber lediglich die bei *Mesostomum lingua* beobachteten Verhältnisse zugrunde liegen.

Noch eine zweite Bemerkung möchte ich vorausschicken. Wie schon eingangs dieser Arbeit ausgeführt wurde, nehmen die Sommereier von *Mesostomum lingua* (und *productum*) eine Mittelstellung zwischen den Sommereiern von *Mesostomum ehrenbergi* und *Bothromesostomum personatum* ein. Es kann daher nicht Wunder nehmen, wenn dieser Umstand auch in dem Entwicklungsverlauf zur Geltung kommt, wie aus den folgenden Ausführungen sich sogleich ergeben wird. Um nun allzu häufigen Wiederholungen aus dem Wege zu gehen, sollen daher im folgenden nur die für *Mesostomum lingua* charakteristischen Verhältnisse

ausführlicher behandelt werden, während der allgemeine Gang der Entwicklung nach der in den vorausgegangenen Abschnitten gegebenen Darstellung als bekannt vorausgesetzt und daher nur in flüchtigen Umrissen angedeutet werden soll.

1. Bildung der Eier.

Die Sommereier von *Mesostomum lingua* besitzen im großen und ganzen eine Gestalt, die mehr an die der Sommereier von *Bothromesostomum personatum* als an die von *Mesostomum ehrenbergi* erinnert. Wie dies bei den Eiern der erstgenannten Form der Fall ist, wird auch hier der Keimzelle von vornherein die zur Entwicklung nötige Dottermasse beigegeben. Infolgedessen ist eine nachträgliche Aufnahme von Nährflüssigkeit auf osmotischem Wege — wie bei den Sommereiern von *Mesostomum ehrenbergi* — unnötig; es unterbleibt daher ein Anwachsen der Eier im Verlauf der Entwicklung, vielmehr besitzen sie von Anfang an ihre definitive Größe. Ihr Durchmesser, ungefähr 0,17 mm, ist etwas kleiner als der der Sommereier von *Bothromesostomum personatum*, ihre Gestalt oftmals die eines länglichen Ellipsoids (Fig. 68).

Gleichzeitig unterscheiden sie sich von den Sommereiern von *Bothromesostomum personatum* dadurch, daß sie nicht in mehreren Schüben unmittelbar vor den Wintereiern, sondern lange Zeit vor Beginn der Wintereierperiode gebildet werden, so daß daher, von pathologischen Fällen abgesehen, hier ebenso wie bei *Mesostomum ehrenbergi* niemals beide Eiarten in demselben Individuum zu beobachten sind. Dementsprechend sind hier die Dotterstöcke zur Zeit der Sommereibildung noch verhältnismäßig weit von dem Zustand völliger Reife, den sie erst in der Wintereiperiode erreichen, entfernt, und die Dotterzellen der Sommereier von denen der Wintereier in verhältnismäßig hohem Grade verschieden.

Die Dotterzellen der Sommereier von *Mesostomum lingua* haben unmittelbar nach dem Verlassen des Dotterstockes eine unregelmäßige, amöboid sich verändernde Gestalt (Fig. 65 *d*). Sie sind verhältnismäßig plasmareich, besitzen große, von einer stärker tingierten Plasmaschicht umgebene, bläschenförmige Kerne mit großen, sich stark färbenden Nucleolen und enthalten nur wenige (1—3), allerdings ziemlich große, kuglige Dottertropfen. Diese Dotterkugeln sind stark lichtbrechend und zeigen dieselben Farbstoffreaktionen, wie die der Dotterzellen von *Bothromesostomum personatum*.

In diesem Zustand bleiben die Dotterzellen jedoch nur ganz kurze Zeit nach ihrem Austritt aus dem Dotterstock erhalten.

Unmittelbar nach der Bildung der Eischale scheinen sie zu zerfallen, so daß ich hier niemals Eier angetroffen habe, die noch intakte Dotterzellen besessen hätten, wie dies bei den beiden anderen Arten der Fall ist (vgl. Fig. 2 und 42). Über die höchst eigentümliche Art, wie dieser Zerfall vor sich geht, werde ich später berichten.

Über die Keimzellen, deren Durchmesser etwa 0,03 mm beträgt, ist nichts besonderes auszusagen, ihre Besamung erfolgt, wie Fig. 65 beweist, schon vor der Bildung der Eihaut beim Passieren des Receptaculum seminis. Die Eihaut selbst ist überaus zart und dünn und vollkommen durchscheinend.

Die Uteri stellen bei *Mesostomum lingua* ebenso wie bei *Bothromesostomum personatum* weite Hohlräume dar, in denen die Eier in mehreren Schichten nebeneinander Platz haben und demgemäß bei den Bewegungen des Muttertieres oftmals durcheinander gewürfelt werden. Sämtliche Eier desselben Individuums befinden sich jedoch, ähnlich wie bei *Mesostomum ehrenbergi*, auf annähernd der gleichen Entwicklungsstufe; es kommt niemals vor, daß sie so weit verschiedenen Stadien angehören, wie dies bei *Bothromesostomum personatum* regelmäßig der Fall ist.

2. Entwicklungsvorgänge bis zur Bildung der Embryonalanlage.

Was die Reifungs- und Befruchtungserscheinungen, sowie den Teilungsprozeß betrifft, so kann ich mich äußerst kurz fassen und mich wesentlich mit dem Hinweis darauf begnügen, daß diese Vorgänge hier mit den von den beiden anderen Arten her bekannten Verhältnissen fast völlig übereinstimmen, wie z. B. Fig. 66 zeigt, die das Ergebnis der ersten Teilung, ein Makromer und ein Mikromer, darstellt. Fig. 67 gibt einen Schnitt durch ein Zwölfzellenstadium wieder, auf dem fünf Blastomeren getroffen sind. Die weiteren Teilungen sind in ihrem Verlauf nicht genauer zu verfolgen, sie liefern wie bei *Bothromesostomum personatum* schließlich einen inmitten der Dottermasse gelegenen Haufen von Blastomeren, die Embryonalanlage, an der irgendwelche besondere Differenzierungen nicht zu erkennen sind.

Von weit größerem Interesse ist dagegen hier das Verhalten der Dotterzellen, die, wie ich bereits oben erwähnt habe, unmittelbar nach der Bildung der Eihaut zerfallen. Der Zerfall beginnt damit, daß das Plasma der Dotterzellen untereinander verschmilzt, so daß zunächst eine einheitliche syncytiale Dottermasse zustande kommt, in deren Plasma die Dotterkugeln und die deutlich erkennbar

bleibenden Kerne eingebettet sind (Fig. 66 *d*). Allmählich verschwindet dann der größte Teil des Dotterzellenplasmas, indem er anscheinend verflüssigt wird (Fig. 67). Von hoher Wichtigkeit ist nun aber, daß dabei nicht auch die Kerne der ursprünglichen Dotterzellen sämtlich mit aufgelöst werden und zugrunde gehen, sondern daß im Gegenteil eine Anzahl von ihnen jeweils mitsamt einem Teile des Plasmas, das sie umgeben hatte, erhalten bleibt, und daß diese derart rekonstruierten Zellen sich nach und nach an der Peripherie des Eies dicht unter der Eischale ansammeln (Fig. 67 d_1). Diese Bildungen, die wir auch weiterhin antreffen werden, können wohl nur als Dotterzellen aufgefaßt werden, die sich ihres Dottermaterials entledigt haben; sie erinnern daher auch in diesem Punkte — ebenso wie durch ihre periphere Anordnung — an die Hüllzellen von *Mesostomum ehrenbergi*, die ja gleichfalls aus peripher gelegenen Dotterzellen, die ihren Vacuoleninhalt verlieren, hervorgehen. Es ist demnach wohl gerechtfertigt, wenn wir auch diese Bildungen von *Mesostomum lingua* als Hüllzellen bezeichnen.

Das Dottermaterial selbst ist nach dem Zerfall der Dotterzellen in Gestalt größerer und kleinerer, äußerst stark lichtbrechender, kugliger Tropfen innerhalb des ganzen Eies zerstreut (Fig. 67). Dabei erreichen die Dotterkugeln zum Teil eine viel bedeutendere Größe, als dies bei den Dotterkugeln von *Bothromesostomum personatum* der Fall war, ein Verhältnis, das ja auch schon an den noch innerhalb der Dotterzellen gelegenen Dottertropfen zu erkennen war. Bei Färbung mit Eisenhämatoxylin läßt sich auch hier konstatieren, daß die Blastomeren kleinere Dottertropfen (Fig. 67 *rd*) anscheinend zum Zwecke der Resorption direkt in sich aufnehmen.

Ein besonderer Fall, der mir ähnlicher Art zu sein scheint, ist in Fig. 65 dargestellt. In der Keimzelle, die sich in Vorbereitung zur Bildung des ersten Richtungskörperchens befindet, ist hier an dem einen Pol nahe der Peripherie ein mit Karmin stark gefärbtes, rundliches Körperchen (*x*) zu erkennen, das von einer Vacuole umschlossen ist, die sich auch noch auf dem folgenden Schnitt findet. Was dies Gebilde zu bedeuten hat, ist mir nicht ganz klar geworden. Der Spermakern kann es wohl kaum sein, da in der Keimzelle noch außerdem der Achsenfaden eines Spermatozoons (*sp*) zu erkennen ist, — es würde sonst hier ein Fall von Doppelbefruchtung vorliegen, — und da ferner der Spermakern sonst nicht von einer Vacuole umschlossen zu sein pflegt. Dagegen besitzt das Körperchen *x* eine auffallende Ähnlichkeit mit

den Nucleolen der umliegenden Dotterzellen, so daß ich es für nicht unmöglich halte, daß es sich hier um einen solchen handelt. Es würde dann anzunehmen sein, daß die Keimzelle eine Dotterzelle aufgenommen und assimiliert hätte, wobei das Kernkörperchen am längsten der Resorbierung Widerstand geleistet hätte. Für diese Auffassung würde auch der Umstand sprechen, daß die Keimzelle hier einen etwas größeren Durchmesser (etwa 0,041 mm) besitzt, als er normalerweise diesen Stadien zukommt.

3. Entwicklungsvorgänge bis zur Geburt.

Wie bei den beiden anderen Arten, so gehen auch hier die Entwicklungsvorgänge, die von der undifferenzierten Embryonalanlage zur Bildung des Embryos hinüberleiten, den gleichen allgemeinen Gang, indem sie sich ebenfalls in den drei Akten der Herstellung der bilateralen Symmetrie, der Bildung der ersten Organanlagen und der Differenzierung der Epidermis abspielen. Während jedoch bei *Mesostomum ehrenbergi* alle drei Prozesse erst beginnen, nachdem die Embryonalanlage vollkommen in die eine Eihälfte zu liegen gekommen ist und mit ihrer Ventralseite die Eihaut überall direkt berührt (vgl. Fig. 23), während dagegen bei *Bothromesostomum personatum* dieselben Vorgänge an der ringsum von Dottermasse umgebenen Embryonalanlage sich vollziehen und der Kontakt zwischen ihr und der Eihaut erst nachträglich, nachdem die Differenzierung der Epidermis bereits begonnen hat (vgl. Fig. 53), hergestellt wird, fällt hier der Zeitpunkt, in dem Embryonalanlage und Eihaut zur Berührung kommen, mit der Zeit der Bildung der ersten Organanlagen zusammen, d. h. in die Mitte jener drei Entwicklungsakte. So kommt es, daß also auch in diesem, für das Bild des Entwicklungsverlaufes so wichtigen Punkte die Verhältnisse bei *Mesostomum lingua* eine zwischen den extremen Typen der beiden andern Arten vermittelnde Stellung einnehmen, wie dies ja schon mehrfach hervorgehoben wurde.

Zu der Zeit, wo innerhalb der Embryonalanlage die bilaterale Symmetrie sich ausbildet, — indem zuerst ihre Blastomeren sich symmetrisch anordnen, worauf das Ganze in zwei symmetrische Hälften auseinanderweicht (Fig. 68), — ist die Embryonalanlage noch rings von Dottermasse umgeben, die jedoch ventral nur noch eine einfache, dünne Schicht bildet, was natürlich auf dem Frontalschnitt der Fig. 68 nicht zum Ausdruck kommen kann. In etwas älteren Stadien dagegen, wenn die Bildung der Organanlagen deutlich in Erscheinung

tritt, findet man die Embryonalanlage ventralwärts mit der Eihaut in direkter Berührung. Ich habe in der Fig. 69 sämmtliche Schnitte (Querschnitte) durch ein Ei dieses Alters abgebildet, auf denen die Embryonalanlage getroffen ist. Man erkennt vorn das Hirn (*gh*), charakterisiert durch die paarige Anlage der LEYDIGschen Punktsubstanz (Schnitt *c*), und dahinter auf den Schnitten *e*—*g* die unpaarkuglige Pharyngealmasse (*ph*). Auf Schnitt *h* liegen an der entsprechenden Stelle eine Anzahl großer Zellen mit mitotischen Kernen (*gn*); sie stellen die hier noch unmittelbar mit der Pharyngealmasse zusammenhängende, erst sekundär von ihr sich abspaltende Anlage des Genitalapparates dar. Der Vorgang der Organbildung bewegt sich also vollkommen in den von den beiden andern Arten her bekannten Bahnen.

Interessantere Erscheinungen treten dagegen zutage, wenn man die Verhältnisse der Epidermisbildung einer genaueren Betrachtung unterzieht. Diese beginnt unmittelbar nachdem die Ventralseite der Embryonalanlage mit der Eihaut in Kontakt gekommen ist, also nur kurze Zeit nachdem die Differenzierung der Organanlagen ihren Anfang genommen hat. Wie die Schnitte der Fig. 69 lehren, erfolgt auch hier die Bildung der Epidermis auf Kosten der ventralen peripheren Zellenschicht der Embryonalanlage, indem die betreffenden Zellen sich aus dem Verbande der übrigen sondern, eine gleich mäßigere, etwa kubische Gestalt annehmen und sich zu einem epithelialen Gefüge zusammenschließen. Die Sonderung nimmt dabei in der Gehirngegend ihren Anfang und ist daher auf den dieser entsprechenden Schnitten der Fig. 69 (*c* und *d*, *ep*) am weitesten vorgeschritten, während sie auf den mehr caudal gelegenen Schnitten (*e*—*h*) erst in ihren Anfängen begriffen ist. Wie bei *Bothromesostomum personatum* ist auch hier leicht zu konstatieren, daß die Epidermis nicht als einheitliche Bildung differenziert wird, sondern aus einer paarigen Anlage sich entwickelt, die mit der vorausgegangenen Sonderung der Embryonalanlage in zwei bilateral-symmetrische Hälften zusammenhängt. Die sukzessiven Querschnitte der Fig. 69 zeigen nämlich, daß auch hier, bei *Mesostomum lingua*, die Ventralseite der Embryonalanlage nicht sofort vollständig mit der Eihaut in Berührung tritt, und zwar aus dem Grunde, weil sie keine vollständig konvexe Oberfläche besitzt, sondern vielmehr aus der Zeit des ersten Auftretens der bilateralen Sonderung her in ihrer Mittellinie etwas eingeschnürt ist, so daß eine von vorn nach hinten verlaufende ventrale Rinne (vgl. in Fig. 68 die mit *d* bezeichnete Stelle) zustande kommt. In dieser

medianen Längsrinne erhält sich natürlich die Dottermasse auch dann noch, wenn im übrigen die Embryonalanlage der Eihaut direkt anliegt, und eben dieser ventrale Dotterlängsstreifen (Fig. 69) ist es, der den Zusammenschluß der beiden Epidermishälften in der Mittellinie der Bauchseite verzögert und die paarige Anlage der Körperhaut daher aufs deutlichste zur Anschauung bringt. Immerhin dauert dies paarige Stadium der Epidermisanlage nicht im entferntesten so lange wie bei *Bothromesostomum personatum*. Vielmehr geht ebenfalls bereits aus Fig. 69 hervor, daß der ventrale Dotterlängsstreifen verhältnismäßig frühzeitig und zwar zuerst am Vorderende (Schnitt *a*) und von hier aus dann nach hinten fortschreitend resorbiert wird. So kommt es zu der interessanten Erscheinung, daß zu der Zeit, wo normalerweise die Bildung des Pharyngealepithels einzutreten pflegt, die Vereinigung der beiden Epidermishälften bereits so weit vorgeschritten ist, daß unmittelbar danach eine Verbindung der Epidermis mit der Schlundauskleidung hergestellt wird. Allerdings erfolgt auch hier die Differenzierung des Schlundepithels (*phe*) in loco, d. h. innerhalb der Zellen der zentralen kugeligen Pharyngealanlage (*ph*), wie sich aus geeigneten Schnitten (Fig. 70) ergibt. Betrachtet man aber nur wenig ältere Stadien, so müßte man, wenn nur derartige Bilder zur Verfügung ständen, zu der Ansicht kommen, daß die Schlundauskleidung unmittelbar von der Epidermis abstammt. Noch ein weiterer Punkt verdient bei diesen Vorgängen, die die Differenzierung der Epidermis herbeiführen, besondere Beachtung: das Verhalten der Hüllzellen nämlich und zwar deshalb, weil diese mit der Bildung der Epidermis zugrunde gehen. Wie Fig. 68 (*h*) zeigt, finden sie sich, solange die Embryonalanlage noch inmitten der Dottermasse gelegen ist, ringsum an der Peripherie der letzteren in größeren Zwischenräumen verstreut. Zu der Zeit aber, wo die Embryonalanlage ventral an die Eihaut herangerückt ist, gehen sie hier, da ihre Existenz anscheinend an das Vorhandensein von Dottermasse gebunden ist, teils zugrunde, teils werden sie nach der Mittellinie hin, wo sich ja der ventrale Dotterlängsstreifen noch einige Zeit erhält, verschoben, so daß man sie hier in verhältnismäßig großer Zahl antrifft (*h* in Fig. 69, Schnitte *c*, *d*, *f*, *g*).

Mit dem weiteren Fortschreiten der Epidermisbildung und der gleichzeitigen Resorption des Dotterlängsstreifens gehen sodann auch hier die meisten von ihnen zugrunde. Regelmäßig aber findet man unmittelbar vor der Vereinigung der beiden Epidermishälften eine oder zwei Hüllzellen in der typischen, aus Fig. 70 (h_1) ersichtlichen Lage —

genau in der Mittellinie der Bauchseite gelegen, wobei man sich erinnern wird, daß ich auch bei *Mesostomum ehrenbergi* (vgl. Fig. 27 *h*) ein ähnliches Verhalten beobachten konnte. Schließlich, nachdem die Epidermis an der Ventralseite vollständig ausgebildet ist, sind dann die Hüllzellen hier sämtlich verschwunden. In derselben Weise geht sodann auch der dorsal übrig gebliebene Rest der Hüllzellen (Fig. 70 *h*) zugrunde, sobald sich die Epidermis hierhin ausbreitet. Dies geschieht genau ebenso, wie bei den beiden anderen Arten, indem sich ihre Zellen abplatten und infolgedessen der Eihaut folgend dorsalwärts an dieser hinaufschieben. Über die Bildung des Embryos, die wie dort durch Umwachsung nicht nur der Embryonalanlage, sondern auch der dorsalen Dotterhemisphäre zustande kommt, brauche ich daher keine weiteren Mitteilungen zu machen.

In gleicher Weise kann ich mich, was die weiteren Entwicklungsvorgänge bis zur Geburt anbetrifft, kurz fassen, da hierbei wichtigere Besonderheiten nicht zu beobachten sind. Die Bildung der Wimpern und Stäbchen, des Hirns (Fig. 72 *gh*), der Augen und des Nervensystems geht genau so wie bei den beiden andern Arten vor sich. Auch die Entwicklung des Pharyngealapparates (Fig. 70, 71) nimmt einen ganz ähnlichen Verlauf, wenn auch in einzelnen, den feineren Bau betreffenden Einzelheiten, die auch am Pharynx der erwachsenen Tiere zu konstatieren sind, gewisse Abweichungen vorkommen. Ganz auf dieselbe Weise wie bei den beiden andern Arten erfolgt dagegen wiederum die Einstülpung des Mundbechers und die Differenzierung des Wassergefäßsystems (Fig. 71 *wg*). In dem Bildungsmodus von Darm- und Leibeshöhle schließt sich *Mesostomum lingua* vollständig an *Bothromesostomum personatum* an, indem erst verhältnismäßig spät innerhalb der Dottermasse, die ursprünglich den ganzen Embryo gleichmäßig erfüllt (Fig. 71, 72 *d*), Hohlräume entstehen, die sodann von Zellen aus der peripheren indifferenten Zellenmasse umschlossen werden. Dagegen folgt *Mesostomum lingua* insofern dem Entwicklungstypus von *Mesostomum ehrenbergi*, als alle diese Vorgänge nicht postembryonal, sondern an dem innerhalb der Eihaut eingeschlossenen Embryo sich vollziehen. Infolgedessen wird auch hier der Übergang aus der embryonalen Kugelgestalt in die länglich gestreckte Wurmform durch eine ventrale oder dorsale Einkrümmung des Embryos innerhalb der Eihaut (vgl. Textfig. I, S. 255) vorbereitet, und damit zusammenhängend die scheinbare Verlagerung des Hirns in das Innere des Körpers durch die bei jenem Vorgang tatsächlich erfolgende Verschiebung des Vorderendes herbeigeführt.

D. Die Entwicklung der Wintereier.

In Anbetracht der außerordentlichen Schwierigkeiten, mit denen die Herstellung brauchbarer Schnittserien bei der Untersuchung der Wintereier verbunden ist, habe ich mich nur insoweit mit ihnen beschäftigt, als es nötig war, um die wesentlichsten Züge ihrer Entwicklung kennen zu lernen. Das Ergebnis dieser Untersuchungen kann in folgenden zwei Sätzen sofort vorweggenommen werden: es hat sich nämlich gezeigt, daß 1) die Entwicklung bei den Wintereiern aller von mir untersuchten vier Arten den gleichen Verlauf nimmt und 2) daß dieser Entwicklungsverlauf sich eng an die bei *Bothromesostomum personatum* beobachteten Verhältnisse anschließt.

1. Bildung der Eier.

Die eben gebildeten Wintereier (Fig. 41) gleichen den Sommereiern von *Bothromesostomum personatum* (Fig. 42) außerordentlich; einen wesentlichen — aber wie bereits gesagt (S. 258) bloß quantitativen — Unterschied bildet eigentlich nur die Schale, indem sie einmal viel dicker ist und ferner allmählich einen gelblichen, schließlich dunkelbraunrot werdenden Ton annimmt.

Von besonderem Interesse sind die eigentümlichen Gestaltverhältnisse, durch die sich die Wintereier der vier von mir untersuchten Arten und zahlreicher anderer Mesostomeen auszeichnen. Im Gegensatz zu den kugligen oder ellipsoidischen Sommereiern nämlich besitzen diese Wintereier eine nach dem Vorgange v. Graffs (1882) als platt zu bezeichnende Gestalt, d. h. sie stellen eigenartige Rotationskörper dar, die im Quetschpräparat kreisrund erscheinen, bei Betrachtung von der Seite her oder im Querschnitt aber sich als Scheiben oder Linsen erweisen, deren Seiten ein meist verschiedenes Wölbungsverhalten zeigen. Bald sind beide Seiten konvex, aber verschieden stark gekrümmt (Textfig. II *d*, S. 288), bald ist nur die eine Seite konvex, die andre dagegen plan oder sogar konkav (Textfig. II *b*), so daß das Ei Schüsselgestalt besitzt. Bei den Wintereiern einzelner Formen soll nach den Angaben O. Schmidts (1858) sogar eine planplane, plan-konkave oder gar konkav-konkave Gestalt vorkommen. Ich selbst habe derartig extreme Typen niemals zu Gesicht bekommen, dagegen das Vorkommen der konvex-konkaven Eiform oftmals bei lebenden Individuen der von mir untersuchten Arten konstatieren können. Besonders leicht ist die Beobachtung bei jungen Sommertieren von *Mesostomum ehrenbergi* zu machen, wo man sich bei der

Durchsichtigkeit der Tiere vollkommen sicher von der Schüsselform der Wintereier überzeugen kann. Bei den andern Arten ist die Konstatierung etwas schwieriger, da man die Eier aus den Muttertieren isolieren muß, wobei sie dann von selbst fast regelmäßig auf die konkave Seite fallen und in dieser Lage natürlich kreisrund gewölbt erscheinen. Mit einiger Geduld, besonders wenn man das Wasser durch Zusatz einer Spur Gelatinelösung eindickt, gelingt es jedoch auch hier, ein Bild von der konvex-konkaven Seitenansicht, wie ich es in meiner soeben erschienenen Arbeit über die Sommer- und Wintereier der Rhabdocölen (1903) von *Bothromesostomum personatum* dargestellt habe, zu erhalten.

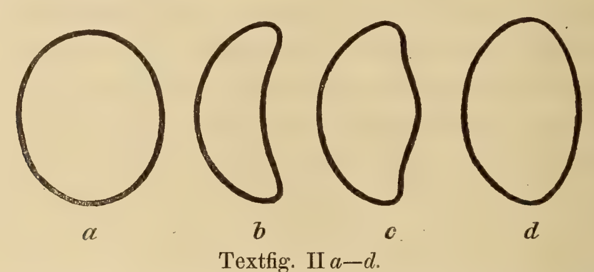
Es fragt sich nun, wie diese merkwürdige Gestalt der Wintereier zustande kommt?

Bereits SCHNEIDER (1873) hat festgestellt, daß die Wintereier von *Mesostomum ehrenbergi* noch nach der Ablage ihre Gestalt ändern, indem sie zuerst halbkuglig seien, dann nach einiger Zeit aber kuglig werden sollen. Diese Beobachtung ist, wie so viele andre Angaben SCHNEIDERS, die ich im Laufe meiner Untersuchungen bestätigen konnte, vollkommen richtig, aber sie ist unvollständig, insofern sie das Verhalten der Wintereier vor der Ablage unberücksichtigt läßt. Gerade die hierbei zu beobachtenden Verhältnisse liefern aber meines Erachtens die Antwort auf die oben gestellte Frage.

Wenn man junge Sommertiere von *Mesostomum ehrenbergi* in kleinen Glasdosen — einerlei ob einzeln oder jeweils zu mehreren — aufzieht, so kann man das Verhalten der Wintereier bei und nach ihrer Bildung leicht beobachten. Die Erzeugung von Wintereiern beginnt bereits 10—14 Tage nach der Geburt, da ja, wie ich früher (1903) auseinandergesetzt habe, die Sommertiere nicht die Fähigkeit besitzen, vor der Wintertracht zuerst Sommereier zu produzieren.

Die Wintereier erscheinen unmittelbar nach ihrer Bildung infolge der Undurchsichtigkeit der Dottermasse rein weißlich, da ihre Schale zunächst noch völlig ungefärbt, also glashell durchscheinend ist. Wenn man derartige Eier isoliert, so findet man, daß die Schalensubstanz eine weiche, zähflüssige, klebrige und fadenziehende Masse darstellt, vor allem aber ist es wichtig, daß die Eier in diesem Zustand noch keineswegs eine platte, sondern eine mehr oder minder vollkommen kuglige oder ellipsoidische Gestalt besitzen (Fig. 41, Textfig. II *a*). Binnen verhältnismäßig kurzer Zeit erstarrt jedoch die Schale, wobei sie einen gelblichen Ton annimmt, der allmählich mehr und mehr ins

Braunrote übergeht[1]. Gleichzeitig damit verändert sich scheinbar unvermittelt die Gestalt der Eier, indem sie nämlich, sobald ihre Schale dunkel geworden ist, nicht mehr kuglig sondern konkav-konvex geformt sind (Textfig. II*b*).



Textfig. II *a—d*.
Wintereier von *Mesostomum ehrenbergi* in Seitenansicht: *a*, unmittelbar nach der Bildung; *b*, kurze Zeit nach dem Erstarren der Schale; *c* und *d*, ältere Stadien.

Äußere Einflüsse, z. B. Kontraktionen der Uteruswandungen oder ein gegenseitiger Druck der Eier aufeinander, — woran man zunächst vielleicht denken könnte, — lassen sich für diese merkwürdige Gestaltveränderung der Wintereier kaum verantwortlich machen, da man die Eier bei den Bewegungen der Tiere sich innerhalb der Uteri hin- und herdrehen sieht, so daß sie keinesfalls irgendwelchen besonderen Druckverhältnissen ausgesetzt sein können. Es bleibt daher wohl nichts andres übrig, als die Ursache dieser Gestaltveränderung innerhalb der Eier selbst zu suchen.

Wie man sich nun erinnern wird, findet in den Sommereiern von *Bothromesostomum personatum*, sowie von *Mesostomum lingua* und *productum* unmittelbar nach ihrer Bildung ein Zerfall der ihnen beigegebenen Dotterzellen statt, wobei zunächst ihr Plasma verflüssigt wird und die in ihnen ursprünglich eingeschlossen gewesenen Dotterkugeln sich eng aneinander legen (vgl. Fig. 42 und 43). Was aus der dabei entstehenden Flüssigkeit wird, läßt sich nur vermuten: ein Teil wird wahrscheinlich von der Keimzelle und den aus ihr hervorgegangenen Blastomeren resorbiert, ein andrer Teil vielleicht nach außen abgegeben. Bei den weichschaligen Sommereiern wird sich nun eine der-

[1] Der eigentümliche Prozeß, der den Schalen der Wintereier beim Erstarren den gelben, später braunrot werdenden Farbenton verleiht, wird durch die Konservierung nur abgeschwächt, aber nicht völlig verhindert. So kommt es, daß die Schale des der Fig. 41 zugrunde liegenden Wintereies gelblich gefärbt ist, obwohl sie zur Zeit seiner Konservierung vollkommen farblos war. Bei *Mesostomum lingua* zeigt die Schale der Wintereier, ehe sie beim Erstarren dunkelbraunrot wird, oftmals einen grünlichen Ton, wie dies schon O. Schmidt (1848) beobachtet hat.

artige geringe Flüssigkeitsabgabe kaum bemerkbar machen, indem die weiche Schale der durch diese Schrumpfung eintretenden, wohl auch kaum bedeutenden Verkleinerung des Eies allseitig folgen wird. Ganz anders muß dagegen diese Flüssigkeitsabgabe bei den Wintereiern wirken, zumal wenn sie hier bei dem Zerfall der Dotterzellen, — der hier ebenso wie bei den Sommereiern stattfindet (vgl. Fig. 41 und 63), — infolge der größeren Mächtigkeit der Dottermasse stärker ist als bei jenen. Hier macht die Elastizität der hart gewordenen Schale eine allseitig gleichmäßige Schrumpfung unmöglich; die Folge ist daher, daß sich das Ei einseitig, wie ein Gummiball, einstülpt und auf diese Weise seine konkav-konvexe Gestalt (Textfig. II*b*) erhält.

Mit dieser Annahme, daß die konkav-konvexe Gestalt der Wintereier einerseits durch einen Schrumpfungsprozeß infolge von Flüssigkeitsabgabe beim Zerfall der Dotterzellen, andrerseits durch die Elastizität der Schale bedingt ist, stimmen nun auch die im weiteren Verlauf der Entwicklung an ihnen zu beobachtenden Erscheinungen überein. Denn, wie ja schon aus der Angabe SCHNEIDERS hervorgeht, bildet diese Schüsselform nicht die definitive Gestalt der Wintereier, sondern ändert sich, nachdem sie nur verhältnismäßig kurze Zeit bestanden hat. Bald nach Erreichen der Schüsselgestalt scheint nämlich wieder umgekehrt eine Aufnahme von Flüssigkeit von außen her ins Innere der Eier stattzufinden; wenigstens kann man an den lebenden Wintereiern von *Mesostomum ehrenbergi* nicht selten beobachten, daß sie nach einiger Zeit die in Textfig. II*c* im Umriß gezeichnete Gestalt annehmen, die man mitunter auch bei stark elastischen Gummibällen erhalten kann, wenn sie sich wieder mit Luft füllen. Indem sich nun bei anhaltender Flüssigkeitsaufnahme diese inmitten der konkaven Aushöhlung auftretende konvexe Vorwölbung mehr und mehr ausbreitet, erhält man allmählich die ovoide Gestalt, die in Textfig. II*d* gezeichnet ist, und diese wieder kann schließlich allmählich in die Kugelgestalt übergehen, in der dann die Eier bis zum Auskriechen der Jungen verharren.

Was diese eigentümlichen Gestaltveränderungen der Wintereier zu bedeuten haben, wird natürlich durch die eben vorgetragenen Beobachtungen nicht erklärt; wohl aber wird dadurch dargetan, wie es kommt, daß verschiedene Autoren verschiedene Angaben über die Gestalt der Wintereier derselben Tiere machen können. Wenn FUHRMANN (1894) behauptet, niemals bei den von ihm untersuchten Mesostomiden konvex-konkave, sondern nur ovale Wintereier beobachtet zu haben, so beweist das noch nicht, daß damit die anderen Autoren

die von den Wintereiern der gleichen Tiere die erstere Gestalt angeben, sich getäuscht[1] haben. Vielmehr haben den verschiedenen Autoren wahrscheinlich eben nur verschiedene Entwicklungsstadien derselben Eier vorgelegen, deren Gestaltunterschiede, wie Textfig. II beweist, sehr bedeutend sein können. Es ist dies übrigens in einzelnen Fällen auch schon von O. Schmidt (1848 bei *Mesostomum tetragonum*, 1858 bei *Mesostomum cyathus*) beobachtet worden; in neuester Zeit gibt sodann auch Dorner (1902) an, bei *Mesostomum cyathus* meist konkav-konvexe, seltener plan-konvexe Wintereier beobachtet zu haben.

Wie oben bereits erwähnt, besitzen die Wintereier unmittelbar nach ihrer Bildung eine kuglige (Fig. 41) oder ellipsoidische Gestalt und erscheinen, da ihre Schale anfangs glashell durchscheinend ist (s. die Anmerkung auf S. 288), infolge der Undurchsichtigkeit der Dottermasse zunächst rein weiß. Ihre Größe ist dabei oftmals — in einzelnen Fällen sogar bei den Wintereiern desselben Tieres, was auch schon v. Graff (1882) bei *Mesostomum rostratum* beobachtet hat —, sehr verschieden, besonders bei *Mesostomum ehrenbergi*, wo ich Schwankungen zwischen 0,37 und 0,62 mm notiert habe. Allerdings ist dabei zu beachten, daß es sich in diesen Fällen um Wintereier von Sommertieren handelte, die ich in kleinen Gefäßen groß zog, und die daher höchstwahrscheinlich sehr verschiedenen Ernährungsverhältnissen ausgesetzt waren. In der Natur dagegen bei Exemplaren, die in demselben Gewässer gefangen wurden, habe ich derart ungeheure Größenschwankungen nicht beobachten können. Nach zahlreichen Messungen ergibt sich hier vielmehr als Durchschnitt: für die Wintereier von *Mesostomum ehrenbergi* ein Durchmesser von 0,45—0,5 mm, für *Mesostomum lingua* und *Bothromesostomum personatum* ein Durchmesser von 0,26—0,3 mm. Im konkav-konvexen Zustand beträgt das Verhältnis zwischen längstem und kürzestem Durchmesser der Wintereier im Durchschnitt 2,5 : 1.

Die Dotterzellen der Wintereier (Fig. 41*d*) haben ein vollkommen schaumiges Aussehen, insofern als sie total mit kleinen und kleinsten Tröpfchen stark lichtbrechenden Dottermaterials erfüllt sind, die nur durch spärliche Plasmamassen zusammengehalten werden. Ihre Kerne sind groß, stark tingiert und lassen eine feinere Struktur nicht erkennen.

[1] Wie Fuhrmann ganz richtig hervorhebt, schrumpfen die Wintereier bei plötzlichem Alkoholzusatz stets derart, daß sie eine konkav-konvexe Gestalt annehmen. Es spricht dies ebenfalls dafür, daß das natürliche Auftreten dieser Gestalt einer Flüssigkeitsabgabe zuzuschreiben ist.

2. Entwicklungsvorgänge.

Von der Keimzelle (Fig. 41 *ez*) ist nichts besonderes auszusagen, ihre Besamung findet vor, Reifungs- und Befruchtungsprozeß dagegen nach der Bildung des Eies statt.

Auch auf die Teilungsvorgänge braucht nicht näher eingegangen zu werden. Fig. 63 zeigt einen Schnitt durch ein Stadium von etwa 30 Zellen, auf dem sich die Blastomeren in regster Teilung befinden. Von Keimblättern oder einem Gastrulationsvorgang, wie ihn Hallez (1879) gerade bei den Wintereiern beobachtet haben will, ist natürlich hier ebensowenig die Rede wie bei den Sommereiern. Vielmehr ist das Resultat des Teilungsprozesses wie dort die Bildung der undifferenzierten Embryonalanlage. Was die Dotterzellen betrifft, so sind sie auf die gleiche Weise, wie es oben in den die Sommereier von *Bothromesostomum personatum* und *Mesostomum lingua* behandelnden Kapiteln auseinandergesetzt wurde, kurze Zeit nach der Bildung des Eies zerfallen, indem ihr Plasma zuerst zu einem Syncytium sich vereinigt und dann sich auflöst. Wie bereits erwähnt, hat diese Auflösung des Dotterzellenplasmas wahrscheinlich eine Abgabe von Flüssigkeit nach außen zur Folge und ist damit bei der Starrheit und Elastizität der Eischale, die nicht allseitig schrumpfen kann, die Ursache für die um diese Zeit sich ausbildende konkavkonvexe Gestalt der Wintereier (Fig. 64).

Die weitere Entwicklung — Herstellung der bilateralen Symmetrie, Bildung der ersten Organanlagen und der Epidermis — ist mit den bei *Bothromesostomum personatum* zu beobachtenden Vorgängen so gut wie identisch. Nur ein einziger Unterschied besteht, und zwar darin, daß die Embryonalanlage, auch wenn die Epidermis an der Ventralseite bereits fertig gebildet ist (Fig. 64), noch allseitig von Dottermasse umgeben ist. Der Kontakt zwischen Embryonalanlage und Eischale kommt also hier noch später zustande als bei *Bothromesostomum personatum*, ohne daß hierdurch jedoch der Verlauf der Entwicklung im einzelnen irgendwie wesentlich modifiziert würde. Auch die weiteren Entwicklungsvorgänge bieten gegenüber den von den Sommereiern von *Bothromesostomum personatum* geschilderten Verhältnissen keinerlei Besonderheiten dar.

Literatur über die Entwicklung der Rhabdocölen. Die ersten Angaben über die Entwicklung der Rhabdocölen finden sich bei Focke (1836), der bei *Mesostomum ehrenbergi* beobachtete, daß die Tiere »entweder lebendige Junge zur Welt bringen oder mit einer harten braunen Schale umgebene Eier

legen, aus denen sich die Jungen entwickeln«. Die Eier, die ihre Entwicklung im Muttertier durchmachen, enthalten in ihren jüngsten Stadien »eine aus großen wasserhellen Blasen bestehende Dottermasse«. »Diejenigen Organe, die sich am frühesten entwickeln, scheinen .... der Saugnapf (i. e. Pharynx) und die Augen mit den dazu gehörigen Muskeln (i. e. das Hirn) zu sein. Das ausgeschlüpfte Junge hat merkwürdigerweise die Fähigkeit, sehr schnell das Wasser nach allen Richtungen zu durchkreuzen, welche dem ausgebildeten Tiere ganz abgeht und scheint sich noch eine Zeitlang von dem in sein Inneres aufgenommenen Dotter zu ernähren.« Von etwas jüngeren Stadien gibt er an: »Die Gegend, wo alle später zu entwickelnden Organe liegen, besteht aus lauter größeren und kleineren Blasen..... Nur der Saugnapf ist deutlich abgegrenzt.« Nach O. SCHMIDT (1848) ist die Entwicklung der Sommereier der Mesostomiden folgende: »Das Ei streckt sich gewöhnlich zu einer elliptischen Form; dann wird an dem einen Ende der Dotter in eine ganz klare Flüssigkeit aufgelöst und die ersten wahrnehmbaren Teile des Embryos sind die Augenflecke. Es bildet sich von vorn nach hinten eine Haut, an der sehr bald Wimpern und stabförmige Körperchen, erstere in voller Tätigkeit, sich unterscheiden lassen. Auch der Mund tritt nun hervor. Mit der Entfaltung dieser Organe verschwinden die von der Leibeshöhle des Embryos umschlossenen Dotterzellen mehr und mehr, sie sind jedoch selbst nach dem Auskriechen noch nicht ganz aufgezehrt.... Die in sich gekrümmten Embryonen bewegen sich im Ei sehr lebhaft. Nachdem die Schale geplatzt ist, bleiben sie noch einige Zeit frei im Mutterleib, sind aber unempfindlich gegen eine künstliche Frühgeburt, indem sie dann ohne Schaden im Wasser fortleben und wachsen. Von Geschlechtsteilen ist in den Jungen keine Spur zu bemerken, es findet sich aber doch in dieser Entwicklung nichts, was mit einer Metamorphose verglichen werden könnte.« LEUCKART (1852) gibt sodann, ebenso wie FOCKE und SCHMIDT, an, daß bei *Mesostomum ehrenbergi* »die Embryonen sich ohne alle Metamorphose entwickeln«, sowie daß »zuerst von allen Organen der Pharynx, bald darauf auch das Augenpaar entsteht«.

Über die Eibildung und die ersten Entwicklungsvorgänge bei *Mesostomum ehrenbergi* hat sodann SCHNEIDER (1873 und 1883) eine Reihe von Beobachtungen mitgeteilt, deren ich im Laufe dieser Arbeit sowie in meiner früheren Arbeit über die biologische Bedeutung der Sommer- und Wintereier der Rhabdocölen (1903) mehrfach gedacht habe. Wie ich dort ausgeführt habe, beruhen die meisten Angaben SCHNEIDERS auf vollkommen richtigen Beobachtungen — so hat er als erster u. a. das verschiedene Verhalten der Dotterstöcke und der übrigen Organe des weiblichen Geschlechtsapparates in den Perioden der Sommer- und Wintereibildung, sowie die Umwandlung der Dotterzellen der Sommereier von *Mesostomum ehrenbergi* in Hüll- und Vacuolenzellen (s. S. 235) gesehen —, der Wert dieser Beobachtungen wird aber oftmals durch die absonderlichen Schlußfolgerungen, die SCHNEIDER aus ihnen zu ziehen pflegt, stark beeinträchtigt.

Neben diesen spärlichen Angaben der genannten Autoren stehen nun die Mitteilungen von HALLEZ (1879), die bisher die Grundlage unsrer Kenntnisse von der Entwicklung der Rhabdocölen geliefert haben und, wie bereits eingangs (S. 213) zitiert, scheinbar ergeben, daß hier »trotz der Anwesenheit der Dotterzellen die Entwicklung in ähnlicher Weise verläuft, wie bei den Polycladen«.

Nach HALLEZ führt der Teilungsprozeß in den Wintereiern der verschiedensten Süßwasserrhabdocölen, nachdem sich die Keimzelle zuerst in zwei, dann in vier gleich große Blastomeren geteilt hat, in seinem weiteren Verlauf zur Bildung einer epibolischen Gastrula, die mit der von ihm bei den Polycladen (*Leptoplana*

und *Eurylepta*) beobachteten Gastrula fast vollständig übereinstimmen soll. Nach der Umwachsung des Entoderms durch das Ektoderm bedeckt sich das letztere mit Wimpern, mit deren Hilfe der Embryo in der Masse der Dotterzellen umherschwimmt. Das Entoderm bildet sodann, indem sich seine Zellen in einer einfachen Schicht anordnen, den Darm. Gleichzeitig scheint aus ihm der Pharynx hervorzugehen und, nachdem er nach außen durchgebrochen ist, die Dotterzellen anscheinend durch Schluckbewegungen ins Innere der Darmhöhle zu befördern. Zur Bekräftigung dieser Angaben gibt HALLEZ auf Taf. XI seiner Arbeit eine große Anzahl von Figuren, die tatsächlich alles das erkennen lassen, was er gesehen zu haben behauptet. So zeichnet er u. a. eine epibolische Gastrula von *Mesostomum ehrenbergi* (Taf. XI, Fig. 30), bei der vier große Entodermzellen zur Hälfte von kleineren und rascher sich teilenden Ektodermzellen überwuchert sind; er zeichnet ferner ältere derartige Gastrulae verschiedener andrer Mesostomiden, bei deren einer das Ektoderm bereits Wimpern trägt (Taf. XI, Fig. 25); er zeichnet endlich ein ganzes Winterei von *Mesostomum ehrenbergi* — anscheinend im optischen Schnitt, obwohl die Eier der Schale wegen fast völlig undurchsichtig sind[1] —, in dem inmitten der Dotterzellen ein das Ei noch nicht zur Hälfte ausfüllender, bewimperter, mit Pharynx und Mund versehener Embryo umherschwimmt, der anscheinend Teile von Dotterzellen frißt (Taf. XI, Fig. 31)!

Daß alle diese Angaben und Zeichnungen vollkommen falsch und irrig sind, bedarf nach der vorausgegangenen Darstellung der wirklichen Entwicklungsvorgänge wohl keiner weiteren Begründung. Interessant erscheint nur die Frage, wie HALLEZ zu diesen Angaben, und vor allem zur Zeichnung der sie beweisen sollenden Figuren kommen konnte. Es scheint mir da nur eine Erklärung möglich zu sein, die auf einer Erfahrung beruht, die ich im Beginn meiner Untersuchungen selbst gemacht habe. Während die Angaben der älteren Autoren sich lediglich auf Beobachtungen an den ganzen Eiern stützen, ist HALLEZ bei seinen Untersuchungen so vorgegangen, daß er die Embryonen aus den Wintereiern mit Nadeln herauszupräparieren versuchte. Ich habe anfänglich ebenfalls eine Reihe derartiger Präparationsversuche an Wintereiern vorgenommen und dabei in einer Anzahl von Fällen ein wimperndes, rundliches, unter rotierenden Bewegungen freischwimmendes Gebilde erhalten, das durchaus unversehrt erschien, und das ich zunächst für den von HALLEZ beschriebenen gastrulaähnlichen Embryo hielt, da an ihm eine wimpernde Außenschicht und ein deutliches inneres, eine scheinbare Darmhöhle umschließendes Epithel zu erkennen war. Bei genauerem Zusehen zeigte sich jedoch sehr bald, daß die vermeintliche Gastrula nichts andres darstellte als den losgerissenen, jugendlichen Pharynx, der infolge seiner festeren Beschaffenheit bei den Präparationsversuchen allein erhalten blieb, während die übrigen Teile des Embryos regelmäßig zerrissen wurden; wie denn schon bei einem Blick auf Fig. 64 unmittelbar einleuchtet, daß es überhaupt so gut wie vollkommen unmöglich ist, die Embryonen mit Nadeln unversehrt aus den Wintereiern herauszupräparieren. Fast könnte man daher auf die von HALLEZ mitgeteilten Angaben seine eignen Worte anwenden, mit denen er die von J. P. VAN BENEDEN (1860) durch Zersprengen der Eischalen erhaltenen Befunde über die Entwicklung der Alloiocölen[2] abfertigt: »quand on a essayé cette méthode, on ne s'étonne pas des resultats, auxquels est arrivé le professeur de

[1] Vgl. dazu meine Fig. 64, die einen wirklichen Schnitt durch ein Winterei darstellt.

[2] S. darüber im folgenden Abschnitt S. 302.

l'Université de Louvain«, wenn es nicht doch erstaunlich erscheinen müßte, wie weit in diesem Falle falsche Beobachtungen im Verein mit vorgefaßten Meinungen den Forscher irregeführt haben.

Abgesehen von einer kurzen, gelegentlichen Bemerkung F. v. Wagners 1893), in der er mitteilt, daß es ihm gelungen sei »betreffs der Pharynxbildung für die weichschaligen Eier von *Mesostomum ehrenbergi* die ektodermale Entstehung des Pharyngealepithels in Form einer mehr oder weniger sackartigen Einsenkung des ventralen Ektoderms feststellen zu können«, was mit meinen Befunden vollständig übereinstimmt, sind bis zum Erscheinen meiner vorläufigen Mitteilung (1899) weitere Untersuchungen über die Entwicklung der Rhabdocölen[1] nicht veröffentlicht worden.

Erst in allerneuester Zeit haben Caullery und Mesnil (1903) gelegentlich ihrer Untersuchungen über die parasitische Rhabdocölengattung *Fecampia* auch einige Mitteilungen über die Entwicklung dieser interessanten Würmer gemacht, die sich im wesentlichen an meine Befunde anschließen lassen. Die in verschiedenen Crustaceen schmarotzenden Würmer, die den Vorticiden am nächsten verwandt erscheinen, verlassen zur Zeit der Fortpflanzung ihre Wirte und umgeben sich nach einer kurzen Zeit freien Lebens mit einer weißlichen, flaschenförmigen, an Steinen oder Algen festgehefteten Hülle (Kokon der Verf.), deren Masse von zahlreichen in der äußeren Parenchymschicht des Körpers gelegenen Drüsenzellen sezerniert wird. Innerhalb dieser Hülle schreitet das Tier sodann zur Eiablage, die längere Zeit dauert, so daß schließlich die Hülle Eier in allen Entwicklungsstadien enthält, während das Muttertier selbst zu Grunde geht. Die einzelnen Eier — oder besser Kokons, da sie jeweils neben einer größeren Anzahl von Dotterzellen zwei kleine Keimzellen mit spärlichem Protoplasma enthalten, — sind von einer sehr zarten Hülle umgeben. Die Entwicklung der beiden Embryonen je eines Kokons schreitet stets gleichmäßig vorwärts. Der Teilungsprozeß, der im einzelnen nicht zu verfolgen ist, liefert zunächst in jedem Kokon zwei Haufen annähernd gleichartiger Blastomeren (Embryonalanlage), die innerhalb der dementsprechend ebenfalls in zwei Gruppen gesonderten Dotterzellen gelegen sind (vgl. meine Fig. 49 mit Fig. 49 der Verf.). Bei weiterem Anwachsen nimmt die Embryonalanlage allmählich »Hufeisengestalt« an, was die Verf. an einen Gastrulationsprozeß denken läßt. Mir scheint diese Annahme vollkommen unmöglich zu sein, vielmehr erinnert die Figur, in der die Verf. dies Stadium darstellen (Fig. 50), durchaus an die Bilder, die ich beim ersten Auftreten der bilateralen Symmetrie und der ersten Organanlagen beobachtet habe (vgl. meine Figg. 50—52). Dafür spricht auch, daß die Verf. nunmehr in vollkommener Übereinstimmung mit meinen Befunden angeben, daß die dergestalt hufeisenförmige Embryonalanlage »par une prolifération active« nach dem Rande der ihr zugehörigen Dottermasse zustrebt und diese, die durch Verschmelzen der einzelnen Dotterzellen zu einem Syncytium geworden ist, zu umwachsen beginnt. Dann treten am Vorderende, das sich schon früh durch eine größere Anhäufung von Zellen auszeichnet, die verschiedenen Organe auf, über deren Entstehung die Verf. nichts Näheres angeben, da die Differenzierung bei der Kleinheit der Zellen (die je zwei Embryonen enthaltenden Kokons haben nur einen Durchmesser von 0,15 mm) sehr schwer zu beobachten ist. Zuerst werden der schlauchförmige

---

[1] Braun (1885) kündigt zwar an, über die Entwicklung von *Bothromesostomum esseni* einige Untersuchungen angestellt zu haben, ist aber meines Wissens bisher nicht zu einer Veröffentlichung seiner Ergebnisse gekommen.

Osophagus und die durch die Punktsubstanz gekennzeichnete Anlage der Gehirnganglien wahrnehmbar. Der Embryo streckt sich dabei etwas in die Länge und nimmt eine zylindrische Gestalt an. Die Epidermis bedeckt sich mit Wimpern, und der junge Wurm beginnt sich innerhalb der Schale zu bewegen. In diesem Stadium besteht der Verdauungstractus alsdann aus folgenden Organen: er beginnt am Vorderende mit dem Mund, der in einen kleinen Pharynx führt. Auf diesen folgt der Ösophagus und darauf der Darm, dessen Wandungen von großen Zellen gebildet werden, die noch Dotterreste enthalten. Über die Entstehung des Darmes sagen die Verf. nichts; da aber nach ihren Figuren der ganze Körper der Embryonen bis zuletzt von Dottermasse erfüllt ist, scheint die Bildung in ähnlicher Weise zu erfolgen, wie ich sie bei *Bothromesostomum personatum* beobachtet habe. Vor dem Anfang des Darmes liegt das Gehirn mit zwei Augenflecken. Unter der Epidermis finden sich zahlreiche kleine Kerne, die dem Parenchym angehören. Nach dem Ausschlüpfen führen die Tiere eine Zeitlang ein freies Larvenleben und dringen dann in ihre Wirte ein. Sie verlieren dabei ihre Augenflecken, ihren Mund und den Pharynx. Allmählich schwindet sodann auch der Darm infolge einer mächtigen Proliferation des Parenchyms, die zur Ausbildung der Geschlechtsdrüsen und der dotterbereitenden Organe führt.

II. Teil.

Die Entwicklung der Alloiocölen.

Ein glücklicher Zufall fügte es, als ich mich im Februar und März 1901 an der Zoologischen Station zu Neapel aufhielt, um hier die Entwicklung der marinen Rhabdocöliden zu studieren, daß in dieser Zeit gerade das durch seine Größe und Häufigkeit ausgezeichnete *Plagiostomum girardi* (O. Schm.) — v. Graff (1882) nennt es mit Recht die gemeinste Turbellarie des Neapler Hafens — auf der Höhe seiner Geschlechtstätigkeit sich befand. Ich glaube nicht, daß es mir gelungen wäre, die Untersuchungen in der kurzen Zeit, die mir zur Verfügung stand, einigermaßen zum Abschluß zu bringen, wenn sie angesichts der Schwierigkeiten, die hier zu überwinden waren[1], an noch kleineren Eiern und an einem weniger reichlichen Material hätten vorgenommen werden müssen.

Die Exemplare von *Plagiostomum girardi* (Fig. 73), die mir dank der liebenswürdigen Fürsorge der Herren der Zoologischen Station stets in reichstem Maße zur Verfügung standen, finden sich an den Algen und Bryozoenstöcken — vorwiegend an *Bugula avicularia* — des Hafens von Neapel in überaus großen Mengen. Ihre Länge

[1] Bei der Härte und Undurchlässigkeit der Eischalen mußte jede Eikapsel einzeln nach der oben (S. 220) für die Wintereier der Mesostomiden angegebenen, mühsamen Weise zum Schneiden präpariert werden.

schwankt zwischen 3 und 4 mm; die kleine von Böhmig (1891) bei Triest gefundene Var. *minor* scheint bei Neapel nicht vorzukommen.

Die Tiere lassen sich in kleinen Glasschalen sehr leicht lange Zeit halten, wenn man nur alle paar Tage das Wasser erneuert. Sie legen ihre Eier mit Vorliebe an *Bugula*-Stämmchen ab, befestigen sie jedoch auch an Algen und in Ermangelung andrer Gegenstände an den Wänden der Glasgefäße, in denen sie gehalten werden.

Wie die nach der Natur gezeichnete Figur 73 zeigt, bilden die Individuen von *Plagiostomum girardi* jeweils nur eine Eikapsel, die mit einer äußerst harten, schon vor der Ablage einen bräunlich-gelben Farbenton besitzenden Schale versehen ist. Bei genauerem Zusehen, besonders in älteren Stadien (Fig. 74*a*), ergibt sich, daß es sich hier um Kokons handelt, da man im Inneren der Schale eine größere Anzahl (10—12) Embryonen deutlich voneinander abgegrenzt erkennen kann. Die Eikapseln besitzen eine ungefähr birnförmig zu nennende Gestalt bei einem mittleren Durchmesser von etwa 0,5 mm und werden mit kurzen, ungefähr 0,08—0,1 mm langen Stielen an der Unterlage befestigt, ähnlich wie dies von *Plagiostomum vittatum* und *Promesostomum marmoratum* bekannt ist. Diese Stiele befinden sich, wie aus einem Vergleich der in den Figg. 73 und 74 gezeichneten Kokons unmittelbar hervorgeht, nicht etwa regelmäßig an dem gleichen Pole der Eikapsel, sondern können ihr an allen möglichen Stellen, bald an dem spitzen (Fig. 73), bald an dem stumpfen Pol (Fig. 74*b*), bald gar an einer Breitseite (Fig. 74*a*, *c*) ansitzen. Dieses eigentümliche Verhalten scheint mir daher zu rühren, daß augenscheinlich nur die eigentliche Kokonschale von der Wandung des als Uterus dienenden Geschlechtsatriums produziert, der Stiel dagegen von dem ebenfalls zur Sekretion von Schalensubstanz befähigten, aus dem Atrium zur äußeren Geschlechtsöffnung führenden Kanal gebildet wird. Infolgedessen hängt der jeweilige Sitz des Stieles an der Eikapsel (vgl. Fig. 73) nur von dem zufälligen Lageverhältnis ab, in dem je nach den verschiedenen Kontraktionszuständen das Atrium genitale und der Ausführungsgang zu einander stehen.

Von einigem Interesse erscheint auch die Art und Weise, wie die Tiere ihre Kokons ablegen, ein eigenartiger Vorgang, den ich des öftern zu beobachten Gelegenheit hatte. Die Tiere stülpen nämlich (Fig. 73) den unmittelbar nach seiner Bildung noch zähflüssig-klebrigen Stiel etwas aus der Geschlechtsöffnung hervor und drücken sein freies Ende auf der Unterlage, auf der sie sich gerade befinden — im Falle der Fig. 73 auf dem Objektträger — fest an,

so daß es zu einer Art Haftscheibe abgeplattet wird. Ist der Stiel nach seinem Erstarren dann mit dieser Haftscheibe auf der Unterlage festgeklebt, so kriechen die Tiere weiter und ziehen sich, auf diese Weise ihre eignen Geburtshelfer spielend, selbst den Kokon aus der Geschlechtsöffnung heraus.

Als ich die erste gelungene Schnittserie durch einen jungen derartigen Kokon unter dem Mikroskop betrachtete — Fig. 75 stellt einen Schnitt dieser Serie dar — entfuhr mir unwillkürlich ein Ausruf des Erstaunens, so sehr stimmten die Verhältnisse nicht mit den von den Rhabdocölen, sondern mit den von den Tricladen her bekannten Bildern überein. Die Überraschung über diese auffällige Übereinstimmung war um so größer, als ich erwartet hatte bei den marinen Alloiocölen, die auf Grund ihres anatomischen Verhaltens von v. Graff (1882) nächst den Acölen an die Wurzel des Turbellarienstammes gestellt werden, einfachere Erscheinungen zu finden, nicht aber derartig komplizierte Verhältnisse, wie bei den Tricladen, wo sie bisher fast allgemein als Folge einer Anpassung an das Süßwasserleben aufgefaßt zu werden pflegten.

Die frisch abgelegten Kokons von *Plagiostomum girardi* enthalten je 10—12 Keimzellen und eine sich auf mehrere Hunderte belaufende Anzahl von Dotterzellen. Die Keimzellen besitzen einen Durchmesser von etwa 0,06—0,07 mm und verhältnismäßig große, bläschenförmige Kerne. Die Dotterzellen zeigen unmittelbar nach der Bildung des Kokons fast vollkommen dasselbe Aussehen wie die Dotterzellen der Tricladen, wie sie anfangs auch prachtvoll die von diesen her bekannten amöboiden Bewegungserscheinungen erkennen lassen. Sie besitzen eine längliche Gestalt und enthalten in ihrem Innern eine große Anzahl kleiner, lichtbrechender Kügelchen, die sich vorwiegend an der Peripherie der Zellen ansammeln. Besonders charakteristisch sind ihre Kerne, die sich durch ihre Kugelgestalt und ihre sich äußerst stark tingierende Kernmembran auszeichnen (Fig. 75 *d*) und sich dadurch bis in die spätesten Stadien hinein leicht von den Kernen der Embryonalzellen unterscheiden lassen.

Einige Zeit nach der Bildung des Kokons, nachdem sich an der Keimzelle die Reifungs- und Befruchtungsvorgänge, auf die ich hier nicht näher eingehen will, abgespielt haben, schließen sich, ebenso wie dies bei den Tricladen zu beobachten ist, jeweils im Umkreise einer Keimzelle die diese umgebenden Dotterzellen eng zusammen, so daß der gesamte Kokoninhalt in ebensoviele Embryonalbezirke zerlegt wird, als Keimzellen vorhanden sind. Anfangs greifen diese

einzelnen Embryonalbezirke, innerhalb deren die Grenzen der einzelnen Dotterzellen zunächst meist noch ziemlich gut zu erkennen sind (Figg. 75—78), mit ihren äußeren Konturen so innig ineinander, daß bei Betrachtung der Eikapseln in toto ihre Kokonnatur noch nicht zu erkennen ist. Allmählich aber fließen die Dotterzellen vom Zentrum der Embryonalbezirke her beginnend (Figg. 77—79) mehr und mehr zu einer syncytialen Masse zusammen, bis schließlich auch an der Außenfläche der Embryonalbezirke die Grenzen der einzelnen Dotterzellen (Figg. 80, 81) vollständig verschwinden (Figg. 82, 83), und dadurch die Embryonalbezirke glatte und gegeneinander etwas abgeplattete Konturen erhalten. In diesen Stadien (Fig. 74 *a*) lassen sich alsdann die einzelnen Embryonen schon bei Betrachtung der ganzen Kokons durch die Schale hindurch leicht wahrnehmen. Während dieser Auflösung der Dotterzellen zu einem Syncytium bleiben ihre Kerne zunächst vollkommen innerhalb der dabei entstehenden, einheitlichen protoplasmatischen Masse erhalten (Fig. 79). Allmählich unterliegen sie jedoch ebenfalls zum größten Teil einem Auflösungsprozeß, indem sie nach und nach immer weniger färbbar werden (Figg. 80, 81) und schließlich fast vollständig verschwinden (Figg. 82, 83).

Bei dem Teilungsprozeß, der sich innerhalb dieser Dottermasse an den Keimzellen — und zwar stets bei allen Keimzellen eines Kokons vollkommen gleichzeitig — abspielt, macht sich nun, wie bei den Tricladen, die auffällige Erscheinung geltend, daß die Blastomeren nicht miteinander in Zusammenhang bleiben, sondern regelmäßig weit auseinanderrücken, als ob sie in keinerlei Beziehungen zueinander ständen. Dabei verlaufen die einzelnen Teilungen selbst in einem ganz bestimmten Rhythmus, der sowohl von der bei den Rhabdocölen, wie bei den Tricladen beobachteten Teilungsfolge sich unterscheidet.

Die Keimzelle teilt sich zunächst, wie bei den Mesostomiden, inäqual in ein großes Makromer *A* und ein wesentlich kleineres Mikromer *B* (Fig. 75 links unten[1]), die beide sofort nach der Teilung etwas auseinander rücken, indem sich etwas Dottermasse zwischen sie schiebt; das Mikromer B ist dabei stets peripherwärts, an der der Kokonschale zugekehrten Seite gelegen. Der nächstfolgende Teilungsakt führt darauf zur Bildung eines zweiten Mikromers *C* (Fig. 76), das sich unmittelbar nach seiner Abschnürung von *A* ebenfalls etwas peripherwärts von diesem weg verschiebt. Wie Fig. 76

---

[1] Die übrigen Embryonalbezirke dieser Figur enthalten nur Anschnitte der Makromeren. Die zugehörigen Mikromeren sind auf andern Schnitten der Serie getroffen.

zeigt, bereitet sich sofort danach das Makromer *A* zu einer weiteren Teilung vor, die aber diesmal nicht inäqual, sondern äqual verläuft. Dadurch kommt das Vierzellenstadium zustande, dessen zwei Mikromeren der Kokonschale zugekehrt sind, während die beiden Makromeren jeweils nach dem Zentrum der Eikapsel zu liegen. Durch anscheinend äquale Teilung der beiden Mikromeren wird sodann das Sechszellenstadium erreicht, aus dem unmittelbar darauf durch ebenfalls äquale Teilung der beiden Makromeren das Achtzellenstadium hervorgeht. Wie die Figg. 77 und 78, die Schnitte durch derartige Stadien darstellen, erkennen lassen, zeigen die Blastomeren, wenn sie auch auf beträchtliche Entfernungen auseinandergerückt sind, dennoch eine verhältnismäßig regelmäßige Anordnung. Vor allem ist das von Anfang an sich kundgebende Prinzip auch hier noch streng durchgeführt, daß die Mikromeren peripherwärts, die Makromeren zentralwärts gelegen sind (Fig. 77). Die Anordnung der vier Makromeren zu einander zeigt Fig. 78, ein Schnitt, dessen Richtung im Verhältnis zu Fig. 77 durch die in dieser Figur eingetragenen, mit 78 bezeichneten Pfeile angedeutet wird. Während die Kerne der Makromeren zunächst noch im Ruhezustand verharren, bereiten sich die Mikromeren des Achtzellenstadiums sofort zu weiteren Teilungen vor (Fig. 77); ich habe diese folgenden Teilungsakte, an denen sehr bald auch die Makromeren teilnehmen, indessen im einzelnen nicht weiter verfolgt. Anfangs kann man noch deutlich zwischen den Makro- und Mikromeren unterscheiden, zumal da die letzteren stets an der der Kokonschale zugekehrten Seite der Embryonalbezirke zu finden sind (Fig. 79). Allmählich aber verwischen sich, da im Verlauf der zahlreichen Teilungen die Blastomeren immer kleiner werden, die Unterschiede zwischen ihnen immer mehr und mehr. Gleichzeitig rücken sie wieder im Inneren der Embryonalbezirke, in denen sie vorher weit zerstreut lagen (Fig. 79), dichter und dichter zusammen, bis sie schließlich einen Zellenhaufen bilden, dessen einzelne Blastomeren einander ungefähr gleichartig erscheinen (Fig. 80). Damit ist ein Stadium erreicht, das in gleicher Weise auch bei den Mesostomiden vorkommt, und das wir als Stadium der undifferenzierten Embryonalanlage bezeichnet hatten.

Während der Entwicklungsprozeß bis zu diesem Stadium in der ganzen Art seines Verlaufes große Ähnlichkeit mit den bei den Tricladen sich findenden Verhältnissen gezeigt hatte, stimmt sein weiterer Verlauf nunmehr durchaus mit den von den Rhabdocöliden her bekannten Vorgängen überein. Auf geeigneten Schnitten (Fig. 80)

kann man zunächst feststellen, daß die Embryonalanlage schon sehr frühzeitig infolge der Anordnung ihrer Blastomeren eine bilaterale Gestalt erhält. In etwas älteren Stadien findet man sodann die ersten Organanlagen in ganz ähnlicher Weise differenziert, wie wir dies bei den Mesostomiden, speziell bei *Bothromesostomum personatum* kennen gelernt hatten. Wie dort, so handelt es sich auch hier zunächst um die Anlagen des Gehirns und der Pharyngealmasse, die auf sukzessiven Querschnitten, wie sie in Fig. 81 (*a* paarige Anlage des Gehirns, *b* Schlundanlage) abgebildet sind, deutlich vor Augen treten. Von besonderem Interesse ist, daß hier wie bei *Bothromesostomum personatum* die gesamte Embryonalanlage noch rings von Dottermasse umgeben ist, daß aber nicht wie dort die beiden Gehirnanlagen, sondern im Gegenteil die Schlundanlage zuerst an die Außenfläche des Embryonalbezirks gelangt. Man erkennt in Fig. 81 *b*, daß hier an der Ventralseite der Pharyngealmasse (*ph*) ein Zellenkomplex (*phe*) sich vorwölbt und bis an die Außenseite des Embryonalbezirks reicht. Dieser Zellenkomplex (*phe*) stellt nun gleichzeitig die erste Anlage des Pharyngealepithels dar, indem man auf etwas älteren Stadien konstatieren kann, daß sich in seinem Innern ein Lumen ausbildet, während sich die das Lumen umgebenden Zellen epithelartig zusammenschließen. Ich verfüge leider über keinen Schnitt, der hinreichend senkrecht zu dieser Schlundepithelanlage gefallen wäre, so daß man auf ihm allein ihr Verhalten zur Genüge demonstrieren könnte. Indessen läßt sich dies durch Kombination mehrerer Schnitte mit aller Sicherheit feststellen. Es findet sich also bei *Plagiostomum girardi* die charakteristische Erscheinung, daß hier die Anlage des Schlundepithels eher auftritt als die Epidermis, während bei den Süßwasserrhabdocölen das umgekehrte Verhalten zu konstatieren ist. Die Epidermis bildet sich vielmehr hier bei *Plagiostomum girardi* erst in noch etwas älteren Stadien, wenn die Embryonalanlage mit ihrer Ventralseite vollständig an die Außenfläche des Embryonalbezirks zu liegen gekommen ist (Fig. 82). Ob sie dabei entsprechend der paarigen Gehirnanlage zuerst paarig entsteht und erst sekundär durch Vereinigung in der ventralen Mittellinie zu einem einheitlichen Epithelüberzug wird, wie dies bei den Rhabdocölen der Fall ist, habe ich mangels genau senkrechter Schnitte — eine Orientierung der Kokons vor dem Schneiden ist ja unmöglich und das Erhalten senkrechter Schnitte daher allein vom Zufall abhängig — nicht feststellen können, ebensowenig wie mir aus demselben Grunde zur Demonstrierung des Stadiums der Epidermisbildung ein besseres Bild zur

Verfügung steht, als Fig. 82. Man erkennt aber schon aus diesem zwischen einem Sagittal- und einem Frontalschnitt etwa die Mitte haltenden, schiefen Schnitt zur Genüge, daß hier ganz ähnliche Verhältnisse, wie bei den Rhabdocölen vorliegen. Am vorderen Ende der Embryonalanlage findet sich das durch die Punktsubstanz charakterisierte Gehirn (*gh*), dahinter die Pharyngealanlage mit der in ihrem Innern gelegenen, vom Schnitte schief getroffenen Anlage des Schlundepithels (*phe*) und dahinter endlich die durch eine Anzahl größerer Zellen gekennzeichnete Genitalanlage (*gn*). Die ganze Ventralseite ist dabei von einer einheitlichen Epidermisschicht (*ep*) überzogen.

Während dieser Vorgänge haben sich die bereits beschriebenen Veränderungen an den Dotterzellen vollzogen, indem diese unter Verlust ihrer Individualität mehr und mehr zu einer einheitlichen Masse zusammengeflossen sind. Die feinen Körnchen in ihnen, die ursprünglich in den peripherwärts gerichteten Teilen der Zellen angehäuft waren (Figg. 76—78), haben sich dabei allmählich innerhalb des ganzen Syncytiums mehr oder minder gleichmäßig verteilt (Figg. 80, 81); doch findet man ab und zu innerhalb der Dottermasse hellere rundliche Räume, die z. T. frei von diesen Körnchen sind (Fig. 82), und deren Auftreten vielleicht mit der Auflösung der Kerne der ursprünglichen Dotterzellen, die in diesen Stadien besonders rasch fortschreitet, in Zusammenhang steht. Von Wichtigkeit aber ist, daß eine Reihe von Dotterzellkernen mit einem kleinen Rest des sie umgebenden Plasmas von dem Auflösungsprozeß verschont bleibt. Man findet diese Zellen (*h*), die sich durch ihr charakteristisches Aussehen kennzeichnen (Figg. 81*a*, 82, 83), stets an der Außenfläche der Embryonalbezirke, genau so, wie dies bei den Hüllzellen von *Mesostomum lingua* (vgl. Fig. 68*h*) der Fall war, denen sie wohl auch homolog sind.

Was die weiteren Entwicklungsvorgänge betrifft, so kann ich mich kurz fassen, da sie wenig Besonderheiten darbieten. Fig. 83 zeigt einen schon verhältnismäßig weit entwickelten Embryo von *Plagiostomum girardi*, bei dem die Epidermis die zu ihm gehörige Dottermasse schon ziemlich weit umwachsen hat. Innerhalb des Gehirns (*gh*) haben sich bereits die Augen (*au*) gebildet und auch der Pharynx (*ph*) hat bereits annähernd dieselbe Gestalt wie beim fertigen Tiere. Entsprechend seiner definitiven Lage findet er sich unmittelbar hinter dem Gehirn und schräg nach vorn und unten gerichtet zur Längsachse des Embryos gestellt, während er bei den Mesostomiden stets eine senkrechte Lage zu dieser einnimmt. Ein weiterer Unterschied diesen gegenüber ist darin gegeben, daß hier nur eine äußere

Pharyngealtasche vorhanden ist, eine innere aber fehlt, was damit zusammenhängt, daß die Plagiostomiden den für die Mesostomiden charakteristischen, aus der inneren Pharyngealtasche hervorgehenden Ösophagus nicht besitzen. Da ferner bei den Plagiostomiden der Geschlechtsapparat nahe dem Hinterende des Körpers gelegen ist, so ist die Genitalanlage, die ursprünglich dicht bei der Pharyngealanlage sich befand (Fig. 82 *gn*), inzwischen vollständig nach hinten gerückt. Da sie auf dem schiefen Sagittalschnitt der Fig. 83 selbst nicht getroffen ist, so habe ich die Stelle, an der sie sich auf den folgenden Schnitten findet, in dieser Figur durch ein + bezeichnet.

Wie aus Fig. 83 mit vollkommener Klarheit hervorgeht, ist auf diesem doch verhältnismäßig schon recht weit entwickelten Stadium noch keine Spur einer Darmanlage zu erkennen. Der Darm entsteht vielmehr erst, wenn die Umwachsung des Dotters von seiten der Epidermis nahezu beendet ist und zwar in vollständig der gleichen Weise wie bei *Bothromesostomum personatum*. Genau ebenso wie dort entstehen ferner die Bildungen des Leibesparenchyms, indem sich die indifferenten Bildungszellen der Randschicht (Fig. 83 *pa*) stark vermehren. Ich kann daher auf Beifügung von Figuren hierfür im Interesse des Raumes um so eher verzichten, als sie mit den Bildern, die ich von *Bothromesostomum personatum* gegeben habe (Figg. 61, 62), von den eben erwähnten, für die Gattung charakteristischen Unterschieden in dem Bau und der Lage des Pharynx, sowie in der Lage des Genitalapparates abgesehen, fast vollständig übereinstimmen.

Die Jungen bleiben, nachdem sie fertig entwickelt sind, noch einige Zeit innerhalb der Kokons, in denen man sie sich lebhaft um einander bewegen sieht. Wie sie die Eischale sprengen, um auszuschlüpfen, habe ich nicht feststellen können. Vom Zeitpunkt der Ablage der Kokons bis zum Auskriechen der Jungen vergehen etwa 3—4 Wochen.

Literatur: Über die Entwicklung der Alloiocölen finden sich in der Literatur bisher nur sehr wenige Angaben, auf die näher einzugehen kaum verlohnt. P. J. van Beneden (1860) beschreibt eine Reihe von Embryonalstadien von *Plagiostomum vittatum*, *Allostomum pallidum* und einer von ihm als *Monocoelis hyalina* bezeichneten Art, deren systematische Stellung fraglich erscheint. *Plagiostomum vittatum* legt birnförmige Kokons ab, die es mit Stielen an den Abdominalfüßen der Hummer befestigt. Jeder Kokon enthält eine größere Anzahl von Embryonen, die sich, nach der Zeichnung van Benedens zu schließen, nicht gleichmäßig rasch entwickeln. Die jüngsten Entwicklungsstadien konnte van Beneden nicht auffinden, obwohl er zu diesem Zwecke die

Eischale zersprengte[1], um die Embryonen zu isolieren. In älteren Stadien findet er die einzelnen Embryonen von einem »Blastoderm«, das die Dottermasse umwachsen hatte, umgeben. Als erste Organe erscheinen der Pharynx und die Pigmentflecken der Augen, später erst, nachdem die Dottermasse sehr zusammengeschrumpft ist, der Darm. Dann strecken sich die jungen Tiere und schlüpfen aus, in einem Zustande, in dem sie sich nur durch den Mangel der Geschlechtsorgane und des für die Art charakteristischen Pigments von den ausgewachsenen Tieren unterscheiden. Noch dürftiger sind die Angaben über die Entwicklung von *Allostomum pallidum.* Bei der dritten Art endlich will VAN BENEDEN eine bewimperte, mit einem Mund versehene, kuglige Larve aus dem Ei ausschlüpfen gesehen haben, indessen ist die Beschreibung denn doch zu mangelhaft, als daß bei der fraglichen systematischen Stellung der Tiere mit dieser Beobachtung etwas anzufangen wäre. Nach VAN BENEDEN hat nur noch SALENSKY (1872/73) einige hierher gehörige Angaben gemacht, die ich, da mir die Originalarbeit nicht zugänglich war, nach einem von LEUCKART darüber gegebenen Referat zitiere. Es handelt sich um eine Alloiocöle aus der Bucht von Sebastopol, die SALENSKY als *Enterostomum* sp. bezeichnet. »Die Eier werden in Form kleiner Platten an Seepflanzen verschiedener Art abgelegt. Die Furchung ist eine unregelmäßige, indem nach der Vierteilung von den vier großen Furchungskugeln vier kleinere sich abschnüren, welche sich rasch vermehren und die ersteren umwachsen. Sie liefern später die Haut- und Muskelschicht, während die zentralen Zellen dem Darmkanal den Ursprung geben.«

III. Teil.

Vergleichende Bemerkungen.

Wenn wir zurückblicken auf das, was wir bis jetzt von der Entwicklung der Rhabdocölen und Alloiocölen kennen gelernt haben, so erhalten wir ein eigentümliches Bild, das sich nicht leicht auf irgend welche, von anderen Tieren her bekannte Verhältnisse oder auf eines der gebräuchlichen Entwicklungsschemata zurückführen lassen dürfte. Auch zu den verwandten Formen der Turbellarien, insbesondere zu den Polycladen, scheinen zunächst keinerlei Wege hinüberzuführen, die Aufschlüsse über gegenseitige Beziehungen vermitteln könnten, und die wenigen Erscheinungen, die in Übereinstimmung mit der noch vollkommen rätselhaften Tricladenentwicklung zutage treten, werden dadurch nicht verständlicher, daß sie nunmehr auch bei den Rhabdocöliden festgestellt werden konnten. So dürfen wir kaum erwarten, mit Hilfe der bis jetzt gewonnenen Kenntnisse der Rhabdocölidenentwicklung die Probleme zu lösen, die die Phylogenie des Turbellarienstammes in sich schließt. Es muß genügen,

[1] Auf diesen Modus procedendi bezieht sich die oben zitierte Bemerkung von HALLEZ (S. 293).

auf einige Punkte hinzuweisen, die dem Verständnis der beobachteten, eigentümlichen Tatsachen selbst dienlich sein dürften.

a. Verhältnis zwischen Sommer- und Wintereientwicklung.

In der nebenstehenden Tabelle (S. 305) habe ich die wichtigsten Punkte zusammengestellt, durch die sich die Wintereier von den Sommereiern, und die Sommereier der verschiedenen Arten untereinander, was ihre Entwicklung anbetrifft, unterscheiden. Es geht daraus hervor, daß dieselbe Reihenfolge, in der die Eier der vier von mir untersuchten Arten auf Grund ihres Baues und ihrer genetischen Beziehungen zueinander angeordnet werden müssen, auch beizubehalten ist, wenn man als Richtschnur für ihre Anordnung den Verlauf ihrer Entwicklung zugrunde legt, wie dies, — ich habe es bereits eingangs dieser Arbeit (S. 218) betont, — auch nicht anders zu erwarten war.

Da es nun nach meinen früheren Untersuchungen (1903) keinem Zweifel unterliegen kann, daß die Wintereier den primären Eitypus darstellen, aus dem sich die Sommereier erst sekundär entwickelt haben, so folgt hieraus mit Notwendigkeit, daß wir auch in der Entwicklung der Sommereier sekundäre Verhältnisse vor uns haben müssen. Ursprünglich muß die Entwicklung der Mesostomiden ganz allgemein nach dem in den Wintereiern sich abspielenden Typus sich vollzogen haben; mit der Entstehung der Sommereier wurde dann auch der Entwicklungsverlauf in entsprechender Weise abgeändert.

Wenn wir jedoch die Entwicklungsverhältnisse selbst miteinander vergleichen, so kommen wir zu einer etwas andern Auffassung der Sachlage. Wie schon oben hervorgehoben wurde, lassen sich die beobachteten Tatsachen nur mit Schwierigkeit auf die von andern Tieren her bekannten Verhältnisse zurückführen. Und dabei zeigt sich dann, daß dies vielfach nur gelingt, wenn wir nicht mit der Entwicklung der Wintereier, sondern am andern Ende der Reihe, bei den Sommereiern von *Mesostomum ehrenbergi* anfangen.

Wenn wir z. B. die Entstehung des Schlundepithels bei den verschiedenen Formen betrachten, so sehen wir, daß es einerseits — bei den Sommereiern von *Mesostomum ehrenbergi* — aus einer ventralen Einwucherung der Epidermis hervorgeht, andererseits aber — bei den Wintereiern und den ihnen am nächsten verwandten Sommereiern von *Bothromesostomum personatum* — vollkommen unabhängig von der Epidermis durch Differenzierung in loco, inmitten der Anlage der Schlundmuskulatur, entsteht. Den Übergang zwischen diesen beiden extremen Typen vermitteln die Verhältnisse bei den Sommer-

Tabellarische Zusammenstellung der wichtigsten im Bau und in der Entwicklung der Winter- und Sommereier der von mir untersuchten Rhabdocölen zu beobachtenden Unterschiede.

	Wintereier aller untersuchten Formen	Sommereier von *Bothromesostomum personatum*	Sommereier von *Mesostomum lingua* und *productum*	Sommereier von *Mesostomum ehrenbergi*
Ei	Sehr große Anzahl reich mit Dottermaterial beladener Dotterzellen, dicke, braun gefärbte Schale.	Zahl der Dotterzellen etwas geringer, enthalten aber noch sehr reichlich Dottermaterial. Schale bei einem Teil der Eier ziemlich dick, gelbbraun gefärbt.	Noch verhältnismäßig große Zahl von Dotterzellen, die aber weniger Dottermaterial enthalten. Eihaut dünn, durchsichtig, ungefärbt.	Sehr kleine Zahl von Dotterzellen, die nur noch minimale Dottermengen enthalten. Eihaut dünn, durchsichtig, ungefärbt
Dotterzellen	verschmelzen zu einer einheitlichen Dottermasse.	wie bei den Wintereiern.	verschmelzen zwar größtenteils zu einer einheitlichen Dottermasse, eine Anzahl von ihnen wird jedoch zu Hüllzellen.	differenzieren sich in Hüll- und Vacuolenzellen.
Embryonalanlage	inmitten der Dottermasse gelegen.	wie bei den Wintereiern.	wie bei den Wintereiern.	liegt ventral der Eihaut an.
Anlage der Epidermis	deutlich paarig; zwischen ihr und der Eischale liegt Dottermasse.	wie bei den Wintereiern.	deutlich paarig. Tritt jedoch erst auf, nachdem die Embryonalanlage ventral mit der Eihaut in Berührung gekommen ist.	wahrscheinlich paarig, aber nur schwer zu beobachten, da infolge der ventral vollständig fehlenden Dottermasse die beiden Epidermishälften sich sofort vereinigen.
Schlundepithel	in loco (innerh. der Schlundmuskulaturanlage) differenziert.	wie bei den Wintereiern.	in loco differenziert, verbindet sich jedoch gleich nach seiner Bildung mit der Epidermis.	aus einer ventralen Einwucherung der Epidermis hervorgehend.
Embryo nach vollendeter Ausbildung der ventralen Epidermis	von der Eischale durch Dotter getrennt.	liegt der Eischale an.	wie bei *Bothromesostomum personatum*.	wie bei *Bothromesostomum personatum*.
Darm und Schizocöl	entstehen, indem sich indifferente Zellen des Embryos um vorher in der Dottermasse aufgetretene Hohlräume herumlegen.	wie bei den Wintereiern.	wie bei den Wintereiern.	entstehen infolge von Einschmelzung der Vacuolenzellen durch bis dahin indifferente Zellen des Embryos.

eiern von *Mesostomum lingua* und *productum*, wo das Pharynxepithel zwar noch in loco differenziert wird, unmittelbar nach seiner Bildung aber mit der Epidermis in Verbindung tritt. Um nun die Frage zu entscheiden, wo der ursprüngliche Bildungsmodus zu suchen ist, brauchen wir nur die Entwicklung verwandter Formen — und es kann sich in diesem Falle nur um die Polycladen handeln, bei denen die Verhältnisse völlig klar liegen —, zum Vergleich heranzuziehen. Nach den Untersuchungen von Lang (1884) entsteht bei den Polycladen das Epithel des Pharyngealapparates aus einer Einstülpung der Epidermis (des Ektoderms) und zwar in einer ganz ähnlichen Weise wie bei den Sommereiern von *Mesostomum ehrenbergi*, was aus einem Vergleich der Langschen Schemata (1884, Textfig. 32) mit meinen Figg. 32, 33 und 36—38 unmittelbar hervorgeht. Ich glaube, es kann danach keinem Zweifel unterliegen, daß die Entstehungsweise des Schlundepithels bei den Sommereiern von *Mesostomum ehrenbergi* den ursprünglichen Zustand darstellt. Wollten wir dagegen den andern Bildungsmodus — Entstehung des Pharyngealepithels aus der Schlundmuskulatur — als ursprünglich auffassen, so würde uns jede Möglichkeit eines Verständnisses für dies Verhalten fehlen.

Es ließen sich noch weitere Gründe dafür anführen, daß tatsächlich in der Entwicklung der Sommereier von *Mesostomum ehrenbergi* und der übrigen Mesostomiden ursprünglichere Verhältnisse zutage treten als bei den Wintereiern, indessen wäre es dabei nicht zu vermeiden, auf Dinge einzugehen, die zweckmäßiger erst später[1] zur Besprechung kommen. Ich wende mich daher, ohne weiter hierbei zu verweilen, sofort der Frage zu, wie es zu verstehen ist, daß die Sommereier, obwohl sie den Wintereiern gegenüber zweifellos sekundäre Bildungen darstellen, in ihrer Entwicklung dennoch ursprünglicher sich verhalten.

Zunächst muß hervorgehoben werden, daß die Wintereier, wenn sie auch im Kreise der Mesostomiden den primären Eitypus repräsentieren, dennoch im Vergleich mit den Eiern gewisser andrer Rhabdocöliden keineswegs als Bildungen ursprünglicher Art gelten können. Vergleichend-anatomische Betrachtungen, wie sie meines Wissens Gegenbaur[2] (1870) zuerst angestellt und v. Graff (1882) anschaulich durchgeführt hat, lehren nämlich, daß die Scheidung der eibereitenden Organe des weiblichen Geschlechtsapparates in Keim- und Dotterstöcke, wie sie den Mesostomiden und der Mehrzahl der übrigen

[1] S. die phylogenetischen Auseinandersetzungen, die im Anschluß an die Darstellung der Acölenentwicklung erscheinen werden.

[2] Grundzüge der vergleichenden Anatomie. II. Aufl. Jena 1870.

Rhabdocöliden eigentümlich ist, nicht von Anfang an bestanden haben kann, sondern sich erst allmählich in den verschiedenen Gruppen, die ursprünglich einfache Eierstöcke besaßen, nach dem »Prinzip der Arbeitsteilung« aus diesen entwickelt hat. Bei den primitivsten Rhabdocölen (*Mecynostomum*, *Macrostomum*, *Stenostomum*, *Microstomum*) und Alloiocölen (*Acmostomum*), sowie bei den Acölen fehlen Dotterstöcke noch gänzlich. Sie besitzen statt dessen einheitliche, mächtig entwickelte Ovarien, die ausschließlich Eizellen produzieren. Bei einzelnen Formen (*Stenostomum*, SEKERA 1903, *Microstomum*, RYWOSCH 1887) findet sich jedoch bereits die Einrichtung, daß regelmäßig eine Anzahl dieser Eizellen abortiv wird und ihren Genossinnen als Nährzellen dient. Dies Verhalten leitet zu den sogenannten Keimdotterstöcken (v. GRAFF 1882) einzelner Rhabdocölen (*Prorhynchus*, *Proxenetes*) und Alloiocölen (*Cylindrostomum*) hinüber, bei denen nur noch bestimmte Abschnitte der Organe Keimzellen produzieren, der Rest aber konstant Nähr- oder Dotterzellen liefert. Bei *Prorhynchus* gehen die keim- und die dottererzeugenden Abschnitte noch ohne scharfe Grenze ineinander über, bei *Proxenetes* und *Cylindrostomum* dagegen sind beide bereits deutlich gegeneinander abgesetzt. Von diesem letzteren Verhalten aus ist es dann nur noch ein kleiner Schritt, der zu dem für die große Mehrzahl der Rhabdocölen und Alloiocölen typischen Zustand der vollständigen Zerlegung des Keimdotterstockes in seine beiden Abschnitte und damit zur Ausbildung gesonderter Keim- und Dotterstöcke hinüberführt.

Wie sich nun hieraus für die Dotterstöcke die Auffassung ergibt, daß sie sekundär abgezweigte Teile ursprünglich einheitlicher Ovarien darstellen, so folgt hieraus für die zusammengesetzten Eier, die neben der Keimzelle noch die von den Dotterstöcken gelieferten Dotterzellen enthalten — und die Wintereier besitzen stets die größte Zahl solcher Dotterzellen —, daß sie nur sekundäre Bildungen sein können, daß dagegen ursprünglich einfache Eier bestanden haben müssen, deren Dotter von den Eierstöcken selbst, sei es direkt oder in Gestalt abortiver Keimzellen, produziert wurde. Ersteres scheint bei den Makrostomiden[1], die auch sonst nach ihrem ganzen Bau eine der niedersten Familien der Rhabdocölen darstellen, letzteres dagegen bei den

---

[1] Ich habe bereits seit längerer Zeit begonnen, die Entwicklung von *Macrostomum hystrix* zu studieren, bin aber bei der verhältnismäßigen Seltenheit des Materials hier und infolge der Schwierigkeiten, die die Untersuchung der überaus kleinen Eier bereitet, noch zu keinen mitteilenswerten Resultaten gekommen.

Mikrostomiden und Stenostomiden[1] der Fall zu sein. Gemeinsam ist allen diesen einfachen Eiern die Eigentümlichkeit, daß sie verhältnismäßig wenig Dotter und dünne farblose, seltener hellgefärbte Eischalen besitzen.

Nun bitte ich sich zu erinnern, daß die Sommereier aus den Wintereiern dadurch hervorgegangen sind, daß der Zeitpunkt des Beginnes der Eibildung in frühe Stadien der individuellen Entwicklung verlegt wurde, in denen die Organe des weiblichen Geschlechtsapparates die zur Erzeugung der typischen Eier — eben der Wintereier — erforderliche Reife noch nicht erlangt haben. Infolgedessen besteht das Wesen der Sommereier darin, daß sie im Vergleich zu den Wintereiern unvollkommen ausgestattet sind, d. h. weniger Dottermaterial und dünnere Schalen besitzen als diese. Die Abänderung der Sommereier gegenüber den Wintereiern bedeutet somit keine Abänderung in einer völlig neuen Richtung, sondern im Gegenteil, indem sie eine Annäherung an den Typus der einfachen Eier herbeiführt, einen Rückschlag auf Verhältnisse, die ursprünglicher sind als die, die wir in den Wintereiern repräsentiert finden.

Die Bedeutung dieses Rückschlages begreift sich nun leicht, wenn man bedenkt, daß schon seit langer Zeit die schwer verständlichen Eigentümlichkeiten der Tricladenentwicklung der besonderen, gewaltigen Ausbildung der Dottermasse in erster Linie auf Rechnung gesetzt werden. Ganz dasselbe muß aber auch für die Wintereier der Rhabdocölen angenommen werden. Da nun in den Sommereiern die Mächtigkeit der Dottermasse wieder reduziert wurde, so wurde damit auch die Möglichkeit einer Vereinfachung des Entwicklungsganges gegeben. So ist es denn wohl kaum auffällig, wenn dabei auf die ursprünglichen Verhältnisse, wie sie vor der gewaltigen Ausbildung der Dottermasse bestanden haben, zurückgegriffen wurde. Man vergleiche die in der Tabelle auf S. 305 zusammengestellten Unterschiede in der Entwicklung der Sommer- und Wintereier und man wird finden, daß sie sämtlich mit der Reduktion der Dottermasse in Zusammenhang stehen.

Derartige Rückschläge, die ein Wiederauftreten ursprünglicher Verhältnisse im Gefolge sekundärer Abänderungen bedeuten, und die ich als konsekutive Rückschläge den gewöhnlich als Atavismus

[1] Bei *Stenostomum* z. B. scheint sich nach den neuesten Angaben von Sekera (1903) das Ei aus vier Ovarialzellen aufzubauen, von denen eine zur Keimzelle wird, während die drei andern als Nährzellen dienen und resorbiert werden.

bezeichneten, zufälligen und inkonstanten Rückschlägen gegenüberstellen möchte, sind ja keineswegs seltene Erscheinungen im Tierreich: ich erinnere nur an den unlängst — auf dem Würzburger Zoologentag 1903 — von Wasmann ausführlich erörterten, die flügellose Fliegengattung *Termitoxenia* betreffenden Fall. Wie dort der sekundäre Schwund der Flügel von einem konsekutiven Rückschlag auf die ursprünglichen Tracheenstummel begleitet worden war, so haben wir uns auch hier die Sommereier der Mesostomiden als konsekutive Rückschlagsbildungen vorzustellen, und es kann daher nicht Wunder nehmen, wenn wir in ihrer Entwicklung gleichfalls ursprünglichen Verhältnissen begegnen.

Damit ist natürlich nicht gesagt, daß nunmehr alles, was während der Entwicklung in den Sommereiern vor sich geht, notwendigerweise ursprünglicherer Natur sein muß, vielmehr versteht es sich von selbst, daß in jedem einzelnen Falle die Frage, ob ursprünglich oder nicht, von neuem zu prüfen ist. Was im Vorstehenden dargetan werden sollte, war nicht der Satz, daß die gesamte Entwicklung der Sommereier primitivere Verhältnisse aufweist, als die der Wintereier, sondern die Berechtigung der Frage, ob nicht trotz der zweifellos sekundären Abänderung der Sommereier dennoch in ihnen ursprünglichere Zustände zu Tage treten können. Es sei dies, um Irrtümer zu vermeiden, hier ausdrücklich festgestellt.

b. Verhalten der Dotterzellen.

Wie wichtig es ist, in jedem einzelnen Fall neu zu untersuchen, ob ursprüngliche oder abgeänderte Verhältnisse vorliegen, zeigt sich besonders, wenn wir das Verhalten der Dotterzellen während der Entwicklung der verschiedenen Eiformen, wie ich es in der zweiten Spalte der Tabelle auf S. 305 zusammengestellt habe, betrachten. Allerdings beziehen sich die Angaben dieser Tabelle nur auf die in den ersten Entwicklungsstadien der Winter- und der verschiedenen Sommereier bei den Dotterzellen zutage tretenden Unterschiede, während auch ihr späteres Verhalten nicht minder beachtenswert erscheint.

Die Bedeutung der Dotterzellen in den zusammengesetzten Eiern wird schon seit langem auf Grund der bereits oben skizzierten, auf vergleichend-anatomische Befunde sich stützenden Auffassung der Dotterstöcke als sekundär abgezweigter Teile ursprünglich einheitlicher Ovarien beurteilt; denn es folgt hieraus, daß die Dotterzellen ihrer Genese nach den Keimzellen homolog und demnach den aus abortiven

Eizellen hervorgehenden Nährzellen, denen wir bei *Stenostomum* und *Microstomum*, sowie bei zahlreichen andern Tieren der verschiedensten Stämme (Cölenteraten, Würmer, Arthropoden, Mollusken) begegnen, vollkommen gleichwertig an die Seite zu stellen sind.

Diese Auffassung läßt sich mit Leichtigkeit auf die Dotterzellen der Wintereier aller Arten, sowie der Sommereier von *Bothromesostomum personatum* anwenden. Hier stellen die Dotterzellen tatsächlich Nährzellen vor, die allmählich aufgelöst und vom Embryo verbraucht werden, wenn auch ihr morphologisches Verhalten dabei gewisse Besonderheiten aufweist, die später zur Sprache kommen sollen. Ganz anders aber liegen die Dinge in den Sommereiern von *Mesostomum ehrenbergi*. Wie wir gesehen haben, gehen hier die Dotterzellen höchst eigentümliche Differenzierungen ein, indem sie sich teils in Hüll- teils in Vacuolenzellen umwandeln. Und wenn man auch, wie hier zunächst ohne weitere Begründung angenommen werden soll, die Vacuolenzellen noch mit den Nährzellen vergleichen kann, da sie schließlich vom Embryo resorbiert werden, so ist dies doch für die Hüllzellen vollkommen unmöglich, da sie niemals im Embryo aufgehen, sondern bei seinem Ausschlüpfen mit der Eihaut abgeworfen werden.

Rein morphologisch betrachtet erscheint es daher außerordentlich schwierig, die obwaltenden eigentümlichen Verhältnisse zu verstehen. Dagegen glaube ich, daß es, wenn man physiologische Gesichtspunkte zu Hilfe nimmt, eher gelingt, eine einigermaßen plausible Vorstellung der Sachlage zu erlangen.

Wegen ihrer außerordentlich frühzeitigen Ausbildung bei noch völliger Unreife der Dotterstöcke ist die Dottermasse in den Sommereiern von *Mesostomum ehrenbergi* im Vergleich zu der der Wintereier geradezu minimal zu nennen. Statt mehrerer Hunderte von Dotterzellen wie in den Wintereiern, sind hier nur 40—50 vorhanden; dort sind die Dotterzellen groß, hier überaus klein, dort reich mit Dotterkugeln erfüllt, hier fast völlig frei von jedweden Nährstoffen. Das Volumen der eben gebildeten Sommereier (Durchmesser 0,06—0,08 mm) ist daher etwa 300 mal kleiner als das der Wintereier (Durchmesser 0,45—0,5 mm).

Nun stelle man sich — für einen Augenblick die wirklichen Geschehnisse außer acht lassend — vor, welche Abänderungen der Entwicklungsgang selbst wohl hätte erleiden müssen, um den durch diese ungeheure Reduktion der Dottermasse, die bereits eine beträchtliche Annäherung an die Verhältnisse der einfachen Eier (z. B.

von *Stenostomum*, wo die Eier sich je aus einer Keimzelle und drei Nährzellen aufbauen) bedeutet, vollständig veränderten Formbedingungen Rechnung zu tragen. Es wäre wohl kaum überraschend gewesen, wenn die Untersuchungen einen Entwicklungsverlauf ergeben hätten, der vollkommen von dem der Wintereier verschieden gewesen wäre — wie ja auch kaum zu erwarten ist, daß die Entwicklung der dotterarmen Eier von *Macrostomum*, *Microstomum* oder *Stenostomum* sehr erhebliche Übereinstimmung mit der der Wintereier zeigen dürfte. Statt dessen aber finden wir nun die Entwicklung in den Sommereiern von *Mesostomum ehrenbergi* verhältnismäßig wenig von der der Wintereier verschieden und nur in einzelnen Punkten, die sich direkt auf die Dotterreduktion zurückführen lassen, zu dem ursprünglichen Entwicklungsmodus, wie er vor Ausbildung der mächtigen Dottermasse bestanden haben muß, zurückgekehrt, — vielleicht deshalb, weil die Abänderung des Entwicklungsverlaufes mit der Schnelligkeit, mit der die Reduktion der Dottermasse vor sich ging, nicht Schritt halten konnte. Die Situation in den eben gebildeten Sommereiern von *Mesostomum ehrenbergi* ist also die, daß einerseits eine Keimzelle vorhanden ist, die zu ihrer Entwicklung eine sehr große Masse von Nährsubstanz benötigt, andrerseits eine sehr kleine Anzahl von Dotterzellen, die vollständig unfähig sind, aus sich heraus der Keimzelle die erforderliche Nährmasse zu liefern. Aus diesem Zusammentreffen ganz besonderer Bedingungen erkläre ich mir nun das eigentümliche Verhalten, das die Dotterzellen hier zeigen. Da die Keimzelle selbst anscheinend kraft des ihr erblich vorgeschriebenen Entwicklungsganges nicht imstande ist, sich den obwaltenden Verhältnissen anzupassen, so springen, damit überhaupt die Entwicklung vor sich gehen kann, die Dotterzellen für sie in die Schanze. Sie können das hier aus dem Grunde, weil sie fast allen Dottermaterials ledig einen viel indifferenteren Zellenzustand repräsentieren als die mit Dotterkugeln reich beladenen Dotterzellen der Wintereier.

Die Art und Weise, wie nun die Dotterzellen sich diesen Bedingungen anpassen, scheint mir wiederum nur mit Hilfe physiologischer Vorstellungen einigermaßen verständlich gemacht werden zu können. Ich stelle mir die Verhältnisse so vor: Von der Keimzelle oder nach ihrer Teilung von den Blastomeren, gehen, da in ihnen Mangel an gewissen, zu ihrer weiteren Entwicklung nötigen Stoffen eintritt, Reize chemisch-physikalischer Natur aus, die einen Ersatz dieser Stoffe fordern. Diese Reize treffen die Dotterzellen, in denen

diese Stoffe selbst nicht vorhanden sind. Wohl aber finden sie sich in der die Eier umspülenden Uterus- oder Leibesflüssigkeit, wie wir notwendig annehmen müssen. Diese Stoffe müssen nun, wenn überhaupt eine Weiterentwicklung möglich sein soll, ins Innere des Eies hineingeschafft werden. Der einfachste Weg, auf dem dies geschehen kann, ist der der Osmose. Die Keimzelle oder die aus ihr hervorgegangenen Blastomeren können aber bei der Art und Weise, in der sich der Teilungsprozeß unter dem Einfluß ererbter Faktoren bei ihnen abspielt, selbst nicht osmotisch tätig sein, wohl aber sind, wie schon gesagt, die Dotterzellen infolge ihres indifferenten Zustandes und der Art ihrer Anordnung um die Keimzelle (vgl. Fig. 3) hierzu geeignet. Daher schaffen sie denn auch die beiden für den osmotischen Prozeß erforderlichen Bildungen, die osmotische Membran und den Raum, das Reservoir, in dem die aufgenommene Nährflüssigkeit aufgespeichert wird, indem ihre äußere Schicht zur Hüllmembran, ihre innere, der Keimzelle direkt anliegende Schicht zu den Vacuolenzellen sich differenziert. Ich habe ja in dem beschreibenden Teil eingehend zeigen können, wie diese Differenzierung der so verschiedenen Hüll- und Vacuolenzellen auf Kosten des Substrates der ursprünglich gleichartigen Dotterzellen vor sich geht. In wie kolossalem Maßstabe sie in diesem umgewandelten Zustande alsdann die dem Embryo zu seiner Entwicklung nötigen Nährstoffe herbeischaffen, geht wohl am besten aus der Tatsache hervor, daß dank ihrer Tätigkeit das Ei im Verlauf der Entwicklung um mindestens das 200fache seines ursprünglichen Volumens zunimmt.

Aus diesen Deduktionen, die, wie ich sehr wohl weiß, nur spekulativen Wert haben und nichts andres vorstellen wollen, als einen Versuch, höchst eigentümliche und einzigartige Verhältnisse einigermaßen einem Verständnis näher zu bringen, ohne daß es zunächst möglich wäre, die vorgetragenen Anschauungen im einzelnen zu beweisen, geht hervor, — und damit knüpfe ich wieder an bereits Gesagtes an — daß das Verhalten der Dotterzellen im Verlauf der Entwicklung der Sommereier von *Mesostomum ehrenbergi* mit ursprünglichen Zuständen nichts zu tun haben kann, sondern vielmehr ganz besonderen Bedingungen angepaßt ist. Es kollidiert dies keineswegs mit der Annahme, daß das Zustandekommen dieser besonderen Bedingungen selbst, d. h. die Reduktion der Dottermasse, einem Rückschlag auf ursprünglichere Verhältnisse zuzuschreiben ist.

Zu dem Bilde, das wir uns soeben von dem Zustandekommen der eigentümlichen Differenzierung der Dotterzellen in den Sommereiern

von *Mesostomum ehrenbergi* gemacht haben, müssen nunmehr noch einige vergleichende Bemerkungen hinzugefügt werden.

Was zunächst die Hüllmembran betrifft, so haben wir gesehen, daß sie nach unsrer Auffassung weniger dem Zwecke dient, eine Schutzhülle um das Ei zu bilden — hierzu würde ja wie bei den übrigen Sommereiern die Eihaut allein genügen — als vielmehr dazu, die für den osmotischen Prozeß erforderliche Membran zu liefern. Wenn ich indessen trotzdem schon in meiner vorläufigen Mitteilung (1899) diesen Namen gewählt habe, so geschah es deshalb, weil ich schon damals damit an die Hüllmembran erinnern wollte, die wir in der Entwicklung der den Turbellarien nächstverwandten Plathelminthen, bei den Trematoden und Cestoden, finden. Bei diesen Formen erfüllt die Hüllmembran allerdings in der Regel wesentlich nur die Aufgabe, eine Hülle um den Embryo zu bilden, woraus schon hervorgeht, daß sie kaum von der einem ganz andern Zweck angepaßten Hüllmembran von *Mesostomum ehrenbergi* direkt abgeleitet werden kann. Wohl aber meine ich, daß morphologisch ein gemeinsamer Ursprung für alle diese Hüllmembranbildungen angenommen werden kann und zwar in dem Verhalten, das gewisse Dotterzellen in den Sommereiern von *Mesostomum lingua* und *productum*, sowie in den Kokons von *Plagiostomum girardi* zeigen.

In den die Entwicklung dieser Arten behandelnden Abschnitten der vorliegenden Arbeit habe ich ausdrücklich darauf aufmerksam gemacht, daß nicht alle Dotterzellen an der Bildung des gemeinsamen Dottersyncytiums teilnehmen und darin sich auflösen, sondern daß einzelne von ihnen, nachdem sie das in ihnen aufgespeicherte Dottermaterial an das Syncytium abgegeben haben, als Zellen für sich bestehen bleiben und allmählich an der Peripherie der Eier oder Embryonalbezirke sich ansammeln (vgl. Fig. 67—70, 81—83). Hier bleiben sie längere Zeit liegen, ohne daß ihnen irgend eine besondere Funktion zuzuschreiben sein dürfte, bis sie schließlich zugrunde gehen.

Diese Dotterzellen stimmen also nach ihren Lage- und Formbeziehungen durchaus mit den in den Sommereiern von *Mesostomum ehrenbergi* die Hüllmembran aufbauenden Dotterzellen überein, — weshalb ich sie auch als Hüllzellen bezeichnet habe, — nur daß sie noch nicht imstande sind, eine vollkommene Membran zu bilden. Was *Mesostomum ehrenbergi* betrifft, so kommt noch hinzu, daß die Sommereier von *Mesostomum lingua* und *productum* auch nach allen ihren übrigen Verhältnissen in der von den Wintereiern zu den Sommereiern

von *Mesostomum ehrenbergi* führenden Reihe den Platz unmittelbar vor den letzteren einnehmen. Die Annahme, daß demnach auch die Hüllmembran der Sommereier von *Mesostomum ehrenbergi* auf die Hüllzellen der Sommereier von *Mesostomum lingua* und *productum* zurückzuführen ist, liegt also zum mindesten sehr nahe.

Andrerseits glaube ich nun von den Hüllzellen der Kokons von *Plagiostomum girardi* aus, die ja zweifellos den Hüllzellen der Sommereier von *Mesostomum productum* und *lingua* homolog sind, den Anschluß an die Hüllmembranbildungen der Trematoden und Cestoden gewinnen zu können, wenn damit auch keineswegs gesagt sein soll, daß nun etwa *Plagiostomum girardi* eine direkte Vorfahrenform dieser beiden Stämme bedeute. Wenn man nämlich die Figuren betrachtet, in denen die Hüllzellen bei *Plagiostomum girardi* in Erscheinung treten (Fig. 81—83), so kommen einem unwillkürlich die Bilder in Erinnerung, die das erste Auftreten der Hüllmembran bei den Trematoden und Cestoden, wie es vor allem SCHAUINSLAND (1883, 1885) beobachtet hat, veranschaulichen.

Nun wird aber nach den übereinstimmenden Angaben aller Autoren, die sich damit beschäftigt haben, ganz allgemein angenommen, daß die Hüllzellen der Trematoden und Cestoden Abkömmlinge der Keimzelle, also Teile des Embryos selbst darstellen. Ich glaube indessen, daß diese Ansicht, die sich mit meiner Auffassung selbstverständlich nicht vereinbaren läßt, in dieser Allgemeinheit nicht aufrecht erhalten werden kann.

Ich kann hier natürlich nicht auf die Details der Hüllmembranbildung bei den Trematoden und Cestoden (Bothriocephaliden[1]) eingehen, da das viel zu weit führen würde. Indessen dürften auch folgende kurze Hinweise genügen. SCHAUINSLAND, der die Lehre von der embryonalen Natur der Hüllmembran begründet hat, stützte sich

---

[1] Wenn ich hier von der Besprechung der Täniadenentwicklung, deren Kenntnis wir den Untersuchungen von LEUCKART (1881), ED. VAN BENEDEN (1881) und MONIEZ (1881) verdanken, ganz absehe, so geschieht dies deshalb, weil hier Verhältnisse vorliegen, die nicht ohne weiteres zum Vergleich herangezogen werden können. Denn da hier, speziell bei der ihrer Entwicklung nach am genauesten bekannten *Taenia serrata*, von Anfang an neben der Keimzelle Dotterzellen nicht vorhanden sind, kann es nicht Wunder nehmen, wenn die als Homologon der Hüllmembran betrachtete »couche albuminogène« von der Keimzelle sich herleitet, genau so wie das für die den Dotterzellen entsprechende »cellule granuleuse« (VAN BENEDEN) oder »vitellogène« (MONIEZ) der Fall ist. Die Angaben von SALENSKY (1874) über die Entwicklung von *Amphilina* können wohl als der Nachprüfung bedürftig hier übergangen werden.

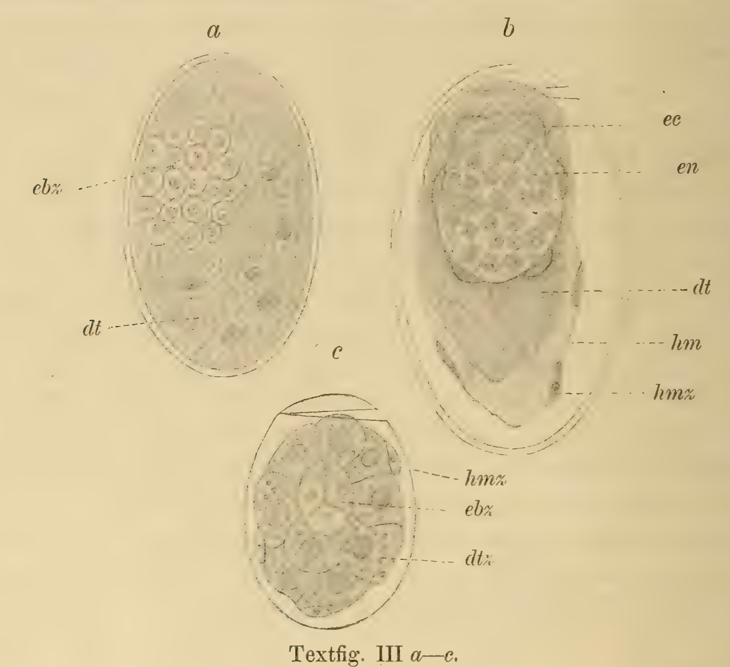
darauf, daß er in zwei Fällen, bei *Distomum tereticolle* und *Bothriocephalus rugosus*, angeblich feststellen konnte, daß eine der die Hüllmembran bildenden Zellen vom Embryo abstamme. Dagegen gelang es ihm weder die Entstehung der übrigen Hüllzellen dieser beiden Arten zu beobachten, noch bei irgend einer der zahlreichen, sonst noch von ihm untersuchten Formen auch nur den geringsten Zusammenhang zwischen Hüllmembran und Embryo nachzuweisen. Trotzdem glaubte er per analogiam ganz allgemein die Hüllmembran als eine embryonale Bildung ansehen zu dürfen.

Meiner Ansicht nach hat sich nun SCHAUINSLAND in jenen beiden Fällen höchst wahrscheinlich getäuscht, indem er in noch erhaltenen Dotterzellen, die sich zu Hüllzellen umzuwandeln im Begriffe waren, irrtümlicherweise Embryonalzellen vor sich zu haben glaubte. Ein solcher Irrtum ist bei der Beobachtung der Eier in toto leicht möglich, da die Dotterzellen, wenn sie nach ihrer Umwandlung in Hüllzellen all ihren Dotterinhalt abgegeben haben, in ihrem Aussehen den Embryonalzellen sehr ähnlich werden. Ganz dasselbe ist z. B. auch bei *Mesostomum lingua* der Fall (vgl. meine Fig. 67), wo ebenfalls eine große Ähnlichkeit zwischen den sich differenzierenden Hüllzellen und den Blastomeren vorhanden ist.

Ganz unmöglich aber scheint es mir, bei den übrigen von SCHAUINSLAND untersuchten Formen die embryonale Natur der Hüllmembran anerkennen zu können. Ich habe in Textfig. III *a*—*c* (S. 316) drei seiner Figuren reproduziert, von denen *a* und *b* zwei aufeinanderfolgende Entwicklungsstadien von *Distomum globiporum* vor und nach der Hüllmembranbildung darstellen. Wenn man in Fig. III*a* die Kerne der ursprünglichen Dotterzellen im Inneren der Dottermasse betrachtet und damit Fig. III*b* vergleicht, so scheint es mir viel wahrscheinlicher zu sein, daß sie zusammen mit Resten des sie umgebenden Plasmas den Ausgangspunkt für die Bildung der Hüllmembran abgeben (vgl. dazu meine Figg. 67—70 *hz*), als daß für diese eine embryonale Entstehung angenommen werden könnte[1]. Was sodann Fig. III*c* betrifft, die ein Entwicklungsstadium von *Bothriocephalus latus* darstellt, so kann ich mir ein überzeugenderes Bild für die Abstammung der Hüllzellen von den Dotterzellen überhaupt nicht denken (vgl. dazu meine Figg. 81—83 *hz*). Trotzdem aber bemerkt SCHAUINSLAND (1885) zu dieser Figur: »den Ursprung dieser Hüllmembran konnte ich nicht

[1] Ganz ebenso scheint mir auch nach den Abbildungen, die VOELTZKOW (1888) von Embryonalstadien von *Aspidogaster conchicola* gibt, eine Ableitung der Hüllmembran vom Embryo unmöglich zu sein.

nachweisen; ich glaube aber trotzdem nicht fehl zu gehen, wenn ich nach Analogie mit *Bothriocephalus rugosus* annehme, daß sich auch hier sehr frühzeitig eine Zelle aus dem Verband der übrigen loslöst, durch die Dotterzellen hindurch an die Oberfläche rückt und dann unter allmählicher Teilung den gesamten Eiinhalt umwächst«!



Textfig. III *a—c*.

a und *b* Eier von *Distomum globiporum* vor und nach der Hüllmembranbildung (nach SCHAUINSLAND 1883, Taf. III, Fig. 5 u. 6); *c*, Ei von *Bothriocephalus latus* im Stadium der Hüllmembranbildung (nach SCHAUINSLAND, 1885, Taf. VII, Fig. 31). *dt*, Dottermasse; *dtz*, Dotterzellen; *ebz*, Embryonalzellen; *ec*, Ektoblast; *en*, Entoblast; *hm*, Hüllmembran; *hmz*, Hüllzelle.

Vollends die letzten Zweifel werden aber durch die vor kurzem erschienenen Mitteilungen GOLDSCHMIDTS (1902) über die Entwicklung von *Zoogonus mirus* zum Schwinden gebracht. GOLDSCHMIDT beobachtete, daß hier der Keimzelle jeweils nur zwei Dotterzellen beigegeben werden, die aus den Dotterstöcken stammen, aber kaum noch Dotterkügelchen enthalten — ganz ähnlich wie die Dotterzellen der Sommereier von *Mesostomum ehrenbergi!* Diese zu einem Zellenpaar miteinander verschmelzenden Dotterzellen lagern sich der eiförmigen Eizelle am einen Pole an und umwachsen von hier aus mit ihren zu dünnen Plasmalamellen ausgezogenen Rändern die Eizelle, indem sie auf diese Weise die Hüllmembran bilden. Wir haben also hier — bei einem Trematoden — genau denselben Vorgang wie in den

Sommereiern von *Mesostomum ehrenbergi*, wie dort so auch hier wegen der Reduktion der Dottermasse leicht zu verfolgen und klar in Erscheinung tretend. Ich glaube, daß damit die Frage nach der Entstehung der Hüllmembranen entschieden ist: sie haben, wo sie auftreten, bei den Rhabdocöliden, wie bei den Trematoden und Cestoden, nichts mit dem Embryo zu tun, sondern stellen Bildungen der Dotterzellen dar. Man könnte hier unmittelbar an eine Analogie mit den Follikelhüllen der Eier zahlreicher andrer Tiere der verschiedensten Stämme denken, wenn nicht die neuesten Untersuchungen mehr und mehr der Ansicht zuneigten, daß die Follikelzellen genetisch mit der Keimzelle nichts zu tun hätten, wogegen die Dotterzellen ja als abortive Keimzellen zu betrachten sind.

Nachdem sich somit der Versuch, die Hüllmembran der Sommereier von *Mesostomum ehrenbergi* morphologisch zu würdigen, nicht als völlig ergebnislos erwiesen hat, bleibt uns nun noch dasselbe für die Vacuolenzellen zu tun. Rein physiologisch betrachtet ließen sie sich ja ohne weiteres als Nährzellen der Masse der Dotterzellen der übrigen untersuchten Formen an die Seite stellen, da sie, wie diese, dem Embryo Nährmaterial liefern und von ihm schließlich resorbiert werden, morphologisch scheinen sie dagegen zunächst doch ein vollkommen andres Bild darzubieten. Ich glaube indessen, daß es auch hier gelingt, die Sache dem Verständnis etwas näher zu bringen.

Die Bedeutung der Dottermasse in den Wintereiern, sowie in den Sommereiern von *Bothromesostomum personatum*, *Mesostomum lingua* und *Mesostomum productum*[1] ist damit nicht erschöpft, daß sie allein eine Nährfunktion ausüben, sondern sie ist viel weitergehend, da sich die Dottermasse ja auch unmittelbar an der Bildung des Embryos beteiligt. Die Art dieser Beteiligung ist allerdings eine höchst eigentümliche, rein passive, insofern als die Dottermasse vom Embryo, gleich als wäre sie ein Stück von ihm, umwachsen wird. Immerhin muß aber doch hierauf besonderes Gewicht gelegt werden, da es ja theoretisch ebenso gut denkbar wäre, daß die Epidermis bei ihrer dorsalen Ausbildung nur den eigentlichen Embryo umwüchse, den Dotter aber als fremde Masse beiseite ließe. Wird doch auch bei den Tricladen oder bei den Trematoden und Cestoden die homologe Dottermasse nicht mit umwachsen, sondern erst sekundär, sei es

[1] Ich sehe hier davon ab, daß bei den beiden zuletzt genannten Formen einzelne Zellen der Dottermasse zu Hüllzellen sich umwandeln.

durch einen Schluckakt oder durch allmähliche Resorption durch die Epidermis hindurch in den Embryo aufgenommen. Ich vermag mir diese wenn auch nur passive Beteiligung der Dottermasse am Aufbau des Embryonalkörpers nur daraus zu erklären, daß die eigentümliche Versorgung der Keimzelle mit einem aus besonderen Dotterzellen bestehenden Dottermaterial hier bei den Rhabdocöliden sich eben erst herausgebildet hat. Infolgedessen sind, — ebenso wie bei einzelnen Rhabdocölen (*Stenostomum*, *Microstomum*) abortive Keimzellen der eigentlichen Eizelle direkt als Nährzellen einverleibt werden und damit ebenfalls passiv am Aufbau des Embryos teilnehmen, — auch bei den übrigen Rhabdocöliden die Beziehungen zwischen Embryo und Dotterzellenmasse noch so innige, daß in der Entwicklung die Trennung ihrer Ursprungsorgane in Keim- und Dotterstöcke sich noch nicht geltend macht.

Ganz ebenso wie die Dottermasse in den eben genannten Eiern morphologisch die Funktion hat, während eines Teiles der Embryonalentwicklung die dorsale Hälfte des Embryos auszufüllen, d. h. den Raum herzustellen, den später Darm und Schizocöl einnehmen, trifft dies nun auch für die Vacuolenzellen zu, nur daß diese Funktion hier in noch erhöhtem Maße in Erscheinung tritt, weil in den Sommereiern von *Mesostomum ehrenbergi* der Raum, den beide Bildungen später einnehmen sollen, von Anfang an noch nicht vorhanden ist, sondern erst im Verlauf der Entwicklung geschaffen werden muß. Aber auch bei der Schaffung dieses Raumes spielen die Vacuolenzellen nur eine rein passive Rolle. Indem ihnen durch die osmotisch tätige Hüllmembran allmählich mehr und mehr Flüssigkeit zugeführt wird, die gleichzeitig die für den Embryo notwendigen Nährstoffe enthält, werden sie in immer steigendem Grade aufgebläht, wobei sich natürlich das Volumen des ganzen Eies um ein Vielfaches vergrößert. Unter dem Einfluß dieser Bedingungen kommt alsdann das charakteristische Bild zustande, das die Vacuolenzellenmasse darbietet, indem sie — histologisch wie funktionell an die Chorda der Wirbeltiere erinnernd — das Gerüst schafft, das den von Flüssigkeit erfüllten, später von Darm und Leibeshöhle einzunehmenden Raum stützt.

Der Hinweis auf die analogen Bilder der Chordaentwicklung erweist sich übrigens noch in einer andern Beziehung als förderlich. Ich habe schon in dem beschreibenden Teil (S. 234) darauf hingewiesen, daß es fraglich erscheint, ob die großen, mit wandständigen Kernen versehenen Blasen der Vacuolenzellenhemisphäre (vgl. Figg. 20—29 *v*) unmittelbar den ursprünglichen Vacuolenzellen

entsprechen, die sich, nachdem sie eine Zeitlang ein Syncytium gebildet hatten (s. Figg. 17—19 *v*), aus diesem wieder regeneriert haben, oder ob nicht trotz des scheinbar andern, aber auf mechanische Bedingungen zurückführbaren Aussehens das syncytiale Verhältnis bestehen bleibt. Der Vergleich mit den histologischen Bildern der Chordaentwicklung, wo ebenfalls schließlich nicht mehr von einzelnen Zellen, sondern nur noch von einem Gewebe die Rede sein kann, scheint nun gleichfalls für die letztere Annahme zu sprechen. Damit würde dann auch in diesem Punkte die Vacuolenzellenmasse der gleichfalls syncytialen Dottermasse der Winter- und übrigen Sommereier vollkommen entsprechen.

c. Bemerkungen zur Embryonalentwicklung.

Wenn ich es unternehme, über diese außerordentlich heikle Frage noch einige Bemerkungen anzufügen, so geschieht dies weniger in der Absicht, schon jetzt eine Erklärung der beobachteten Verhältnisse zu geben, als vielmehr auf die Schwierigkeiten aufmerksam zu machen, die sich allen Deutungsversuchen entgegenstellen. Ich halte es, um es gleich zu sagen, für unmöglich, auf Grund der bis jetzt mitgeteilten Entwicklungsverhältnisse die uns hier begegnenden ontogenetischen und phylogenetischen Probleme zu lösen, ohne sich in das Gebiet schrankenloser Spekulation hinauszuwagen. Erst ein weit eingehenderes, entwicklungsgeschichtliches Vergleichsmaterial, vor allem aus dem Kreise der Rhabdocölen und Alloiocölen selbst, dürfte hier die ersehnte Klarheit bringen. Hoffentlich ist dies nicht allzuferner Zeit vorbehalten.

Am ehesten gelingt es noch, für die ersten Teilungsvorgänge die Möglichkeit eines Verständnisses zu gewinnen, wenn damit zunächst auch nicht viel erreicht ist. Wie wir gesehen haben, stimmen die ersten Teilungen bei allen Rhabdocöliden darin überein, daß sie einen inäqualen Verlauf nehmen, indem sich bei den Rhabdocölen drei, bei den Alloiocölen zwei Mikromeren von der Keimzelle abschnüren. Bei den Rhabdocölen bleiben die Blastomeren dicht beieinander liegen, bei den Alloiocölen dagegen trennen sie sich voneinander und wandern, wie man wohl sagen kann, in der Dottermasse umher. Immerhin folgen sie bei dem Auseinanderweichen zunächst noch bestimmten Gesetzen, da entsprechend der Achse der ersten Teilung die Mikromeren stets peripherwärts an der der Kokonschale zugekehrten Seite der Embryonalbezirke zu finden sind. Durch dies Auseinanderweichen der ersten Blastomeren erinnern die Alloiocölen

ihrerseits wiederum an die Tricladen, bei denen genau der gleiche Vorgang zu beobachten ist. Dagegen unterscheiden sich die Tricladen nach den übereinstimmenden Beobachtungen von Metschnikoff (1883), Iijima (1884) und Hallez (1887) dadurch von den Rhabdocöliden, daß bei ihnen die Teilung anscheinend völlig äqual verläuft.

In den »Conclusions« zu seinen Untersuchungen über die Tricladenentwicklung gibt nun Hallez (1887) der Ansicht Ausdruck, daß die eigentümlichen Teilungsvorgänge bei den Tricladen auf die Anordnung der Dottermasse zurückzuführen seien. Die Keimzellen der Tricladen könnten mit Recht als alecithal bezeichnet werden, besser sei es jedoch, sie mit Rücksicht auf die Dotterzellen ektolecithal zu nennen. »Cette division particulière me parait d'autant plus justifiée qu'elle correspond à un mode de segmentation à coup sûr très spécial. Les blastomères se trouvent tous également plongés dans un milieu nutritif abondant, ils y vivent à la façon de parasites, s'y multiplient d'autant plus que la masse syncytiale est plus considérable, absorbant après chaque division la quantité de nourriture dont ils ont besoin pour se diviser encore. De là résultent . . . . l'irrégularité dans l'arrangement des blastomères . . . ., de là la même forme et la même structure pour tous les blastomères. En résumé je crois que le développement en quelque sorte anomal des Planaires d'eau douce tient aux conditions particulières de distribution du deutoplasme nutritif.«

Wenn wir diesen Überlegungen, die sehr viel für sich haben, zustimmen, so ergibt sich sofort die Frage, wie sind dann aber die Verhältnisse bei den Rhabdocöliden aufzufassen? Hier sind die Keimzellen ebenfalls ektolecithal, aber trotz der gleichen Ausbildung der Dottermasse findet sich keine äquale, sondern eine inäquale Teilung und eine bis zu einem gewissen Grade bestimmte Anordnung der Blastomeren, selbst bei den Alloiocölen, wo sie in ähnlicher Weise wie bei den Tricladen auseinanderweichen. Die Antwort auf diese Frage scheint mir nicht übermäßig schwierig. Während wir bei den Tricladen durchweg zusammengesetzte Eier haben, finden wir, daß in der Ordnung der Rhabdocöliden diese sich erst allmählich aus einfachen Eiern entwickeln. Ich glaube daher, daß wir in dem inäqualen Verlauf der Teilungen bei den Rhabdocöliden ein Festhalten an ererbten[1]

[1] Auf die Frage, wo die Vorfahren zu suchen sind, die diese Verhältnisse auf die Rhabdocöliden vererbt haben, gehe ich hier nicht ein, verschiebe vielmehr die Erörterungen über alle weiteren phylogenetischen Probleme bis zur Veröffentlichung meiner Untersuchungen über die Acölenentwicklung.

Verhältnissen zu erblicken haben, die erst allmählich unter dem Einfluß der veränderten Formbedingungen, die das Auftreten der äußeren Dotterzellenmasse mit sich brachte, aufgegeben wurde. Bei den Tricladen, die sich schon weit von den ursprünglichen Stammformen der Rhabdocöliden entfernt haben, ist dagegen der ursprünglich inäquale Teilungsmodus vollkommen aufgegeben, und es haben sich die Blastomeren, wie HALLEZ meines Erachtens ganz richtig sagt, einer Art Schmarotzerleben in einer gemeinsamen Nährmasse angepaßt. Die Anfänge hierzu, wenn auch ebenfalls noch von bestimmten, ererbten Gesetzen geleitet, finden sich nun bei den Alloiocölen. Ich finde hierin einen erneuten Beweis für die Ansicht, daß die Tricladen von den Alloiocölen sich herleiten, eine Ansicht, die meines Wissens von v. GRAFF (1882) auf Grund vergleichend-anatomischer Befunde zuerst in bestimmter Weise ausgesprochen und sodann durch den Nachweis VEJDOVSKÝS (1895), daß die von BRAUN (1881) als Zwischenform zwischen den Rhabdocöliden und Tricladen beschriebenen Bothrioplaniden echte Alloiocölen darstellen, noch näher begründet worden ist.

Gelingt es somit wenigstens über die Verhältnisse der ersten Teilungsvorgänge sich einige Vorstellungen zu machen, so erscheint dies, was die weiteren Entwicklungsvorgänge betrifft, so gut wie unmöglich. Gewiß, man kann sich auch hier helfen und schlechtweg die eigenartige Anordnung der Dottermasse für alles, was man nicht versteht, verantwortlich machen; aber damit ist nichts gewonnen. Ebenso erscheint es mir zunächst ausgeschlossen, durch Hinweise auf gewisse Verhältnisse in der Entwicklung der Arthropoden, Mollusken oder Tunicaten, die hier und da analog erscheinen, etwas zu erreichen. Der einzige Weg, hier zum Ziele zu kommen, erscheint mir vielmehr, wie schon bemerkt, in der weiteren Untersuchung möglichst zahlreicher andrer Rhabdocölen und Alloiocölen zu liegen, die, da sie sich vergleichend anatomisch recht gut in Reihen anordnen lassen, vielleicht auch entwicklungsgeschichtliche Reihen darbieten werden, in denen die gesuchten Aufschlüsse enthalten sind.

Wenn wir uns nunmehr den speziellen Fragen zuwenden, so erscheint es zunächst unmöglich, in der Entwicklung der von mir untersuchten Rhabdocöliden einen Vorgang zu erkennen, der als Gastrulation gedeutet werden könnte. Ich gebe zu, daß vielleicht Ansätze dazu da sind; wie man z. B. bei Bildern wie Figg. 12 und 13 oder Fig. 79 allenfalls von einer beginnenden Epibolie reden könnte; aber mehr läßt sich nicht sagen. Im Gegenteil, es läßt sich bestimmt

behaupten, daß eine vollständige Epibolie sicher nicht zustande kommt, da ja die gesamte Epidermis von Zellen geliefert wird, die den Embryo nur an der ventralen Seite umgeben (s. Fig. 33 u. a.), während dorsal keinerlei Bildungszellen für die Epidermis vorhanden sind. Dies würde wiederum zu der Frage führen, ob die Gastrulation vielleicht in ähnlicher Weise sich vollzieht, wie z. B. an dem Keimstreifen der Insekten, ohne daß aber auch hierauf irgend eine befriedigende Antwort gegeben werden könnte.

Noch weniger aber als von einer Gastrulation kann in der Rhabdocölidenentwicklung von Keimblättern die Rede sein. Während ich in meiner vorläufigen Mitteilung (1899) noch die Ausdrücke Ecto-, Meso- und Entoderm angewandt habe, habe ich es daher in der jetzigen Darstellung vorgezogen, ganz auf diese Ausdrücke zu verzichten. Wir begegnen im Verlauf der gesamten von uns beobachteten Entwicklungsvorgänge niemals Bildungen, die als Keimblätter, sei es auch im weitesten Sinne des Wortes, angesehen werden können. Sobald innerhalb der undifferenzierten Embryonalanlage differente Bildungen sichtbar werden, sind damit auch schon die definitiven Organe angelegt, ohne daß vorher irgendwelche primitive Sonderungen zu beobachten gewesen sind, die bei andern Tieren vor der Organbildung zu Tage zu treten pflegen. Wir wollen die Vorgänge beurteilen und vergleichen, sind aber dazu auf die Erscheinungen angewiesen, die wir allein beobachten können. Wo nun die Erscheinungen fehlen oder unsrer Beobachtung zunächst nicht zugänglich sind, da hört die Möglichkeit auf, die gewünschten Vergleiche anzustellen.

Ich möchte hier nicht weiter auf die Keimblätterfrage eingehen, obwohl noch einiges zu sagen wäre, da ich in meiner Arbeit über die Acölenentwicklung, wo ebenfalls sehr interessante Verhältnisse zu Tage treten, darauf zurückzukommen gedenke. Nur auf einige wenige Punkte sei noch hingewiesen.

Das Fehlen evidenter Keimblattbildungen schließt natürlich nicht die Möglichkeit aus, die Frage nach der Homologie der beobachteten Organbildungen mit den Organen verwandter Formen zu untersuchen und darauf gestützt die Anteile zum leichteren Vergleich hypothetisch angenommener Keimblätter an ihrer Herstellung zu erwägen. Daß dies für die Beurteilung der Verhältnisse unter Umständen von großem Wert sein kann, hat schon oben die Erörterung der Frage nach der primären Entstehung des Schlundepithels der Rhabdocöliden bewiesen.

Ich komme auf diesen Punkt hier nochmals zurück, da ich ihm

eine ganz außerordentliche Bedeutung für die Beurteilung der in Frage stehenden Verhältnisse beilege. Da es nach einem Vergleich mit der Entwicklung der Polycladen wohl keinem Zweifel unterliegen kann, daß wir bei einer hypothetischen Aufstellung von Keimblättern die Epidermis der Rhabdocöliden als eine Bildung ectodermaler, ihre Schlundmuskulatur als eine Bildung mesodermaler Natur anzusehen haben, so folgt hieraus für die Entstehung des Pharyngealepithels, daß es in den Sommereiern von *Mesostomum ehrenbergi* aus dem Ectoderm, in den Wintereiern desselben Tieres aber, ebenso wie in den Winter- und Sommereiern von *Mesostomum lingua*, *Mesostomum productum* und *Bothromesostomum personatum* scheinbar aus dem Mesoderm hervorgeht. Wir sehen damit unmittelbar vor unsern Augen eine der Verschiebungen aufgedeckt, durch die das mächtige Anwachsen der Dottermasse die Entwicklung der Rhabdocöliden so eigenartig umgemodelt und entstellt hat, daß von den ursprünglichen Verhältnissen so gut wie nichts mehr erhalten geblieben ist. Wenn es der Zufall gefügt hätte, daß ich nur die drei letztgenannten Formen untersucht hätte, so würde die Homologisierung des bei ihnen scheinbar im Mesoderm entstehenden Schlundepithels mit dem ectodermalen der Polycladen zweifellos nicht ohne Schwierigkeiten durchführbar gewesen sein. Geichzeitig ergibt sich hieraus, daß man außerordentlich vorsichtig sein muß, wenn man bei so eigenartigen Verhältnissen ein Urteil fällen soll, ohne über umfangreiches Vergleichsmaterial zu verfügen.

Wie leicht man andernfalls zu schwerwiegenden Irrtümern gelangen kann, dafür scheint mir das Nervensystem der Tricladen ein prägnantes Beispiel zu bieten, das bald aus theoretischen Gründen (O. und R. Hertwig, 1881) auf Grund seiner Lage, bald auf Grund seiner Entwicklung (Iijima, 1884), oder auf Grund der bei seiner Regeneration gemachten Befunde (E. Schultz, 1902) für mesodermal erklärt und damit in Gegensatz zu dem Nervensystem der Polycladen gestellt wurde. Ich glaube nicht, daß sich diese Ansicht jetzt, nachdem wir die Befunde bei den Rhabdocölen kennen gelernt haben, noch aufrecht erhalten läßt. Auch hier haben wir beim erwachsenen Tier ein tief im Innern des Körpers gelegenes Hirn, aber wir sehen, wie es erst im Laufe der Entwicklung — durch Verschiebung des Vorderendes (S. 255) — dahin zu liegen kommt, während es vorher unmittelbar mit der Epidermis in innigstem Zusammenhang gestanden hat (s. Fig. 30). Ich zweifle keinen Augenblick, daß wir bei den primitivsten Rhabdocölen eine direkte Entstehung des Hirns aus dem

Ektoderm finden werden. Alsdann werden wir auch für das Hirn eine Reihe haben, die von diesen Formen über die Mesostomiden und Alloiocölen zu den Tricladen führt und in gleicher Weise seine allmähliche scheinbare Verlagerung in das Mesoderm vor Augen stellt, wie wir dies bei den verschiedenen untersuchten Mesostomidenformen für das Schlundepithel direkt beobachten konnten.

Mit diesen wenigen Andeutungen möchte ich schließen. Ich hoffe bald Gelegenheit zu haben, auf sie zurückzukommen.

Straßburg, im Oktober 1903.

Literaturverzeichnis.

1896. C. Graf Attems, Beitrag zur Kenntnis der rhabdocölen Turbellarien Helgolands. In: Wiss. Meeresunters. N. F. Bd. II. Heft 1.

1870. Ed. van Beneden, Recherches sur la composition et la signification de l'œuf. In: Mém. couronn. Acad. royale de Belgique. Bd. XXXIV.

1881. —— Recherches sur le développement embryonnaire de quelques Ténias. In: Arch. de Biol. Bd. II.

1860. P.-J. van Beneden, Recherches sur la faune littorale de Belgique. II. Turbellariés. In: Mém. des memb. Ac. royale de Belgique. Bd. XXXII.

1891. L. Böhmig, Untersuchungen über rhabdocöle Turbellarien. II. Plagiostomina und Cylindrostomina Graff. In: Diese Zeitschr. Bd. LI.

1881. M. Braun, Beiträge zur Kenntnis der Fauna baltica. I. Über Dorpater Brunnenplanarien. In: Archiv für Naturk. Liv-, Ehst- und Kurlands. Bd. IX. 4. Lief.

1885. —— Die rhabdocöliden Turbellarien Livlands. Ebenda. Ser. II. Bd. X. 2. Lief.

1899. E. Bresslau, Zur Entwicklungsgeschichte der Rhabdocölen. (Vorläufige Mitteilung). In: Zool. Anz. Bd. XXII.

1903. —— Die Sommer- und Wintereier der Rhabdocölen des süßen Wassers und ihre biologische Bedeutung. In: Verhandl. Deutsch. Zool. Ges. 1903.

1903. M. Caullery u. F. Mesnil, Recherches sur les »Fecampia« Giard, Turbellariés rhabdocèles, parasites internes des Crustacés. In: Ann. Fac. sc. de Marseille. Bd. XIII. Heft 5.

1902. G. Dorner, Darstellung der Turbellarienfauna der Binnengewässer Ostpreußens. In: Schrift. Phys.-ökon. Ges. Königsberg. 43. Jahrg.

1836. G. W. Focke, Planaria Ehrenbergii. In: Ann. Wien. Mus. f. Naturgesch. Bd. I. 2. Abt.

1894. O. Fuhrmann, Die Turbellarien der Umgebung von Basel. In: Rev. Suisse de Zool. Bd. II.

1902. R. Goldschmidt, Untersuchungen über die Eireifung, Befruchtung und Zellteilung bei Polystomum integerrimum Rud. In: Diese Zeitschr. Bd. LXXI.

1902. R. GOLDSCHMIDT, Über Bau und Embryonalentwicklung von Zoogonus mirus Lss. In: Centralbl. Bact. Parasitenkunde. Bd. XXXII.
1882. L. v. GRAFF, Monographie der Turbellarien. I. Rhabdocoelida. Leipzig.
1901. H. HALKIN, Recherches sur la maturation, fécondation et le développement du Polystomum integerrimum. In: Arch. de Biol. Bd. XVIII.
1879. P. HALLEZ, Contributions à l'histoire naturelle des Turbellariés. In: Trav. de l'inst. zool. de Lille. Bd. II.
1887. —— Embryogénie des Dendrocoeles d'eau douce. Paris.
1890. —— Catalogue des Turbellariés du Nord de la France et de la côte Boulonnaise. In: Rev. biol. du Nord de la France. Jahrg. 1890.
1881. O. u. R. HERTWIG, Die Cölomtheorie. Jena.
1897. R. HESSE, Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Thieren. II. Die Augen der Plathelminthen. In: Diese Zeitschr. Bd. LXII.
1884. I. IIJIMA, Untersuchungen über den Bau und die Entwicklungsgeschichte der Süßwasserdendrocölen (Tricladen). In: Diese Zeitschr. Bd. XL.
1886. A. JAWOROWSKI, Vorläufige Ergebnisse als Beitrag zur Kenntnis und Anatomie von Mesostomum personatum O. Sch. In: Zool. Anz. Bd. IX.
1884. A. LANG, Die Polycladen des Golfes von Neapel. In: Fauna Flora Golf v. Neapel. 11. Monogr.
1852. R. LEUCKART, Mesostomum Ehrenbergii Oerst. anatomisch dargestellt. In: Arch. f. Naturgesch. 18. Jahrg. Bd. I.
1881. —— Die Parasiten des Menschen und die von ihnen herrührenden Krankheiten. 1. Aufl. Bd. I. 2. Lief. Leipzig.
1874. H. LUDWIG, Über die Eibildung im Thierreiche. Würzburg.
1883. E. METSCHNIKOFF, Die Embryologie von Planaria polychroa. In: Diese Zeitschr. Bd. XXXVIII.
1881. R. MONIEZ, Mémoires sur les Cestodes. I. In: Trav. de l'Inst. Zool. de Lille. Bd. III. Heft 2.
1887. D. RYWOSCH, Über die Geschlechtsverhältnisse und den Bau der Geschlechtsorgane der Microstomiden. In: Zool. Anz. Bd. X.
1872. W. SALENSKY, Die Entwicklung von Enterostomum. In: Protokolle Naturf. Gesellsch. zu Kasan. Zitiert nach LEUCKARTS Referat in: Archiv für Naturgesch. 40. Jahrg. Bd. II. S. 449.
1874. —— Über den Bau und die Entwicklungsgeschichte der Amphilina Wagn. (Monostomum foliaceum Rud.). In: Diese Zeitschr. Bd. XXIV.
1883. H. SCHAUINSLAND, Beitrag zur Kenntnis der Embryonalentwicklung der Trematoden. In: Jen. Zeitschr. f. Naturwiss. Bd. XVI. N. F. IX.
1885. —— Die embryonale Entwicklung der Bothriocephalen. In: Jen. Zeitschr. f. Naturwiss. Bd. XIX. N. F. XII.
1848. O. SCHMIDT, Die rhabdocölen Strudelwürmer des süßen Wassers. Jena.
1858. —— Die rhabdocölen Strudelwürmer aus den Umgebungen von Krakau. In: Denkschr. math.-naturw. Kl. Kais. Ak. Wiss. Wien. Bd. XV.
1873. A. SCHNEIDER, Untersuchungen über Plathelminthen. In: 14. Jahresber. Oberhess. Ges. f. Natur- u. Heilk. Gießen.
1883. —— Das Ei und seine Befruchtung. Breslau.
1902. E. SCHULTZ, Aus dem Gebiete der Regeneration. II. Über die Regeneration bei Turbellarien. In: Diese Zeitschr. Bd. LXXII.
1903. E. SEKERA, Erneute Untersuchungen über die Geschlechtsverhältnisse der Stenostomiden. In: Zool. Anz. Bd. XXVI.

1895. F. Vejdovský, Zur vergleichenden Anatomie der Turbellarien. II. In: Diese Zeitschr. Bd. LX.
1888. A. Voeltzkow, Aspidogaster conchicola. In: Arb. Zool.-Zootom. Inst. Würzburg. Bd. VIII.
1893. F. v. Wagner, Einige Bemerkungen über das Verhältnis von Ontogenie und Regeneration. In: Biol. Centralbl. Bd. XIII.

Erklärung der Abbildungen.

Allen Figuren gemeinsame Bezeichnungen:

au, Auge;
aun, zum Auge gehörige Nervenfasermasse;
d, Dotterzelle, Dottermasse;
da, Darmzelle;
dl, Darmlumen;
dvm, dorsoventrale Muskelfaser;
dr, Drüsenzelle;
e, Embryonalanlage;
ep, Epidermis;
ez, Eizelle;
gh, Gehirn;
gn, Anlage der Geschlechtsorgane;
h, Hüllmembran, Hüllzelle;
ln, Längsnerv;
m, Mund;
oe, Ösophagus;
pad, dorsales Parenchym;
pav, ventrales Parenchym;
pg, Pigment;
ph, Anlage der Schlundmuskulatur;
phe, Schlundepithel;
phs, Pharyngealseptum;
pht.ä, äußere Pharyngealtasche;
pht.i, innere Pharyngealtasche;
phz, Pharyngealzelle;
rd, resorbierte Dottermasse;
ri, Richtungskörperchen;
s, Eihaut, Eischale;
sd, Stäbchendrüse, Stäbchenbildungszelle;
sh, Spaltleibeshöhle;
sn, seitlicher Hirnnerv;
sp, Spermatozoon, Spermakern;
sz, Sehzelle;
ut, Zelle der Uteruswand;
v, Vacuolenzelle;
vn, vorderer Hirnnerv.

Sämtliche Figuren sind mittels des Abbeschen Zeichenapparates entworfen. Die Zahlen neben den Figuren geben die jeweilige Vergrößerung an.

Tafel XIV.

Alle Figuren betreffen Sommereier von *Mesostomum ehrenbergi*.

Fig. 1. Aus dem Receptaculum seminis isolierte Eizelle. Das Spermatozoon hat sich um den Kern geschlungen. Nach dem Leben gezeichnet. 550 ⋋.

Fig. 2. Schnitt durch ein frisch gebildetes Sommerei. 700 ⋋.

Fig. 3. Desgl. Zeigt die doppelte Schichtung der Dotterzellen auf der einen Seite des Eiumfanges. 500 ⋋.

Fig. 4. Eizelle im Begriff das zweite Richtungskörperchen abzuschnüren. Daneben das erste Richtungskörperchen (ri_1). Aus zwei Schnitten kombiniert. 700 ⋋.

Fig. 5. Schnitt durch eine Eizelle im Stadium der ersten Teilungsspindel. 700 ⋋.

Fig. 6. Schnitt durch ein Dreizellenstadium. Vom Makromer *A* schnürt sich soeben das zweite Mikromer *C* ab. 700 ×.

Fig. 7. Übergang vom Drei- zum Vierzellenstadium, nach zwei Schnitten plastisch rekonstruiert. Seitenansicht. 700 ×.

Fig. 8. Übergang vom Vier- zum Fünfzellenstadium. Auf dem Schnitt ist nur das Makromer *A*, das Mikromer *C*, sowie das in Teilung begriffene Mikromer *B* getroffen. 700 ×.

Fig. 9. Zu dem in der vorigen Figur dargestellten Schnitt gehörige Rekonstruktion (Seitenansicht). Man erkennt, daß sich B_2 zwischen die Mikromeren *A* und *C* schiebt. 700 ×.

Fig. 10. Ansicht des Fünfzellenstadiums von oben her, aus drei Schnitten rekonstruiert. Man erkennt, daß nach vollzogener Teilung von *B* in B_1 und B_2 das Mikromer *C* und das Makromer *A* sich zur Teilung vorbereiten. 700 ×.

Fig. 11. Ansicht des Siebenzellenstadiums von oben her, aus drei Schnitten rekonstruiert. Das Makromer *A* hat sich in A_1 und A_2, das Mikromer *C* in C_1 und C_2 geteilt. 700 ×.

Fig. 12. Schnitt durch ein etwas älteres Siebenzellenstadium, etwa in der Richtung der in Fig. 11 eingetragenen Pfeile. Die Zellen A_1, B_1 und A_2 bereiten sich zur Teilung vor. 700 ×.

Fig. 13. Zur vorigen Figur gehörige Rekonstruktion (Seitenansicht, nach drei Schnitten). Außer den bereits genannten Zellen befindet sich auch das Mikromer *D* in Teilung. Die Teilungsachsen verlaufen alle in verschiedenen Richtungen und Ebenen. 700 ×.

Fig. 14. Rekonstruktion eines ähnlichen Siebenzellenstadiums (Seitenansicht nach vier Schnitten). Die Teilung von D_1, A_1 und A_2 ist schon weiter vorgeschritten, B_1 befindet sich noch in Ruhe. 700 ×.

Fig. 15 u. 16. Rekonstruktionen zweier Zwölfzellenstadien aus vier, bezw. fünf Schnitten. Die Abstammung der einzelnen Zellen von den Blastomeren des Siebenzellenstadiums ist nicht mehr zu ermitteln. Die Numerierung der Zellen zeigt die Reihenfolge an, in der sie auf den Schnitten nacheinander folgen. 700 ×.

Tafel XV.

Alle Figuren betreffen Sommereier von *Mesostomum ehrenbergi*.

Fig. 17. Schnitt durch ein ganzes Ei. Zweizellenstadium, das Makromer *A* bereitet sich zur zweiten Teilung vor (Äquatorialplatte). Neben dem Mikromer *B* ein Richtungskörperchen. Die Dotterzellen zeigen die ersten Anfänge der Differenzierung in Hüll- und Vacuolenzellen. 700 ×.

Fig. 18. Desgl. Die Embryonalanlage, von der fünf Blastomeren getroffen sind, besteht aus 15 Zellen mit fast lauter ruhenden Kernen. Hüllmembran auf der einen Seite des Eies bereits differenziert. 600 ×.

Fig. 19. Desgl. Embryonalanlage vielzellig. Hüllmembran vollkommen differenziert. Beginn der Ausbildung großer Vacuolen (v_1). 400 ×.

Fig. 20. Desgl. Embryonalanlage vielzellig. Dorsal große Vacuolen, teils vollständig (v), teils im Anschnitt (v_1) getroffen. Die ventralen Vacuolenzellen (v_2) beginnen zu schwinden. Der Eidurchmesser beträgt etwa das doppelte seiner ursprünglichen Länge. 300 ×.

Fig. 21 *a*. Schnitt durch die dorsale Vacuolenzellenkuppe eines Eies wie Fig. 20. *b*, folgender Schnitt, zeigt den von der Fläche getroffenen Kern von v_1. 175 ⨯.

Fig. 22. Schnitt durch die dorsale Vacuolenzellenkuppe eines älteren Eies. Die Umbildung der Vacuolenzellen ist beendet. 175 ⨯.

Fig. 23. Schnitt durch ein Ei im Stadium der Fig. 22 (die Schnittrichtung wird durch die mit 23 bezeichneten Pfeile in Fig. 25 angedeutet). Dorsal die Vacuolenzellenhemisphäre (v_1, unvacuolisiert gebliebene Vacuolenzelle); die ventralen Vacuolenzellen sind vollständig verschwunden. Infolgedessen wird die ventrale Eihemisphäre von der Embryonalanlage, die hier der Hüllmembran direkt anliegt, vollständig ausgefüllt. In der Embryonalanlage ist die bilaterale Anordnung der Kerne zu erkennen. 250 ⨯.

Fig. 24. Totalansicht eines Eies im Stadium der Fig. 23, von der Dorsalseite aus betrachtet. Man erkennt durch die Vacuolenzellenhemisphäre hindurch die bilaterale Sonderung der ventral gelegenen Embryonalanlage. 150 ⨯.

Fig. 25. Seitenansicht eines ganzen Eies im gleichen Stadium. 150 ⨯.

Fig. 26. Dorsalansicht eines etwas älteren Eies. Innerhalb der Embryonalanlage hat sich die paarige Anlage des Gehirns (*gh*, *gh*) und die gemeinsame Anlage der Schlundmuskulatur und des Genitalapparates (*ph*) differenziert. 150 ⨯.

Fig. 27. Dorsalansicht eines Eies, in dem die Sonderung der Organanlagen weiter fortgeschritten ist. Über den beiden Hirnganglien hat sich die Epidermis — in paariger Anlage — differenziert, der zentrale Zellenhaufen hat sich in die getrennten Anlagen für Schlundmuskulatur und Geschlechtsapparat gesondert. 150 ⨯.

Fig. 28. Seitenansicht eines älteren Eies wie Fig. 27. Die Epidermis ist an der ganzen Ventralseite differenziert. 150 ⨯.

Fig. 28 *a*. Schematische, plastisch gehaltene Darstellung der in diesem Ei zu beobachtenden Verhältnisse, nach Abtragung der oberen $^2/_3$ in Höhe der in Fig. 28 eingetragenen Pfeile.

Fig. 29. Dorsalansicht eines Eies etwa vom gleichen Stadium wie Fig. 28. Die beiden Hirnganglien sind zum unpaaren Hirn verschmolzen, doch ist der paarige Ursprung an der medianen Einschnürung desselben deutlich zu erkennen. 150 ⨯.

Tafel XVI.

Alle Figuren (außer Fig. 41) nach Sommereiern von *Mesostomum ehrenbergi*.

Fig. 30. Etwas schiefer Sagittalschnitt durch die Embryonalanlage eines etwas älteren Eies als Fig. 26 (die dort eingezeichneten Pfeile — 30 — geben die Schnittrichtung an). Man erkennt vorn (in der Figur links) die Anlage des rechten Hirnganglions (*gh*), in der Mitte die Anlage der Schlundmuskulatur (*ph*) und dahinter die Genitalanlage (*gn*). Vorn am Hirn beginnt die Differenzierung der Epidermis (*ep*), 300 ⨯.

Fig. 31. Schräger Frontalschnitt durch ein Ei wie Fig. 30, in der Richtung der dort eingetragenen Pfeile. Beide Gehirnganglien (*gh*), durch die in ihnen ausgebildete Punktsubstanz gekennzeichnet, sind getroffen; zwischen den von ihnen nach ventral und hinten ziehenden Anlagen der Längsnervenstämme (*ln*) eingeschlossen findet sich der Anschnitt der Schlundmuskulaturanlage (*ph*). 300 ⨯.

Fig. 32. Erste Anlage des Schlundepithels durch eine solide Einwucherung der ventralen Epidermis in die Schlundmuskulaturanlage hinein. Teil eines Querschnitts; Kerne etwas schematisch gezeichnet. 250 ><.

Fig. 33. Etwas schiefer Sagittalschnitt durch ein Ei im Stadium der Fig. 28. Organanlagen, Epidermis, Schlundauskleidung fertig differenziert. 200 ><.

Fig. 34. Vorderer Teil eines Sagittalschnittes wie Fig. 33, die Endigung der Epidermis dorsal vom Gehirn und ihr Verhalten zur Hüllmembran, bei stärkerer Vergrößerung, zeigend. 350 ><.

Fig. 35. Schräger Frontalschnitt durch ein etwas älteres Ei wie Fig. 33 (Schnittrichtung die gleiche wie bei Fig. 31, s. die Pfeile in Fig. 37). Die beiden Gehirnganglien sind zum unpaaren Hirn verschmolzen; von diesem ausgehend die Längsnerven (*ln*) und die Anlagen der Seitennerven (*sn*). 200 ><.

Fig. 36. Querschnitt durch ein Ei vom gleichen Alter wie Fig. 35. Die Epidermis beginnt seitlich die Vacuolenzellenhemisphäre zu umwachsen. Die Schlundauskleidung hat die beiden Pharyngealtaschen gebildet. Jederseits vom Schlunde findet sich die Anlage des Wassergefäßsystems, dorsal beginnt die Bildung des Darmes. 200 ><.

Fig. 37. Schiefer Sagittalschnitt durch einen Embryo nach vollendeter Ausbildung der Epidermis. 150 ><.

Fig. 38. Etwas schiefer Sagittalschnitt durch einen innerhalb der Eihüllen stark zusammengekrümmten, fertig entwickelten Embryo kurz vor dem Ausschlüpfen. 125 ><.

Fig. 39. Frontalschnitt durch einen Embryo, der etwas schwächer gekrümmt ist, als der in Fig. 38 dargestellte. 125 ><.

Fig. 40. Etwas schiefer Sagittalschnitt durch einen jungen Wurm, kurz nach dem Ausschlüpfen. 125 ><.

Fig. 41. Schnitt durch ein eben gebildetes Winterei von *Mesostomum ehrenbergi*. 150 ><.

Tafel XVII.

Alle Figuren betreffen Sommereier von *Bothromesostomum personatum*.

Fig. 42. Schnitt durch ein eben gebildetes Ei. 350 ><.

Fig. 43. Schnitt durch eine Eizelle mit ruhendem Kern. 350 ><.

Fig. 44. Desgl. Amphiasterstadium. 350 ><.

Fig. 45. Schnitt durch ein Zweizellenstadium. 350 ><.

Fig. 46. Schnitt durch ein Dreizellenstadium. 350 ><.

Fig. 47 *a—c*. Achtzellenstadium in drei aufeinander folgenden Schnitten. Färbung mit Eisenhämatoxylin. 350 ><.

Fig. 48. Schnitt durch eine Embryonalanlage von etwa 25 Zellen. 350 ><.

Fig. 49. Schnitt durch eine fertig ausgebildete, undifferenzierte Embryonalanlage. 225 ><.

Fig. 50 *a—i*. Serie von neun aufeinanderfolgenden etwas schrägen Querschnitten durch eine Embryonalanlage, in der sich die Herstellung der bilateralen Symmetrie, sowie die Sonderung von Hirn- (*h*) und Schlund- + Genitalanlage (*ph*) eben vollzogen hat. Es sind nur die Gesamtumrisse der Figuren mit dem Zeichenapparat angefertigt. Die Zellen der Embryonalanlage sind in dem Umriß derselben schematisch durch kleine Kreischen angedeutet, den ausgesparten Raum zwischen der die Eihülle bezeichnenden Einfassungslinie und der

Embryonalanlage hat man sich von der Dottermasse ausgefüllt zu denken. *do* dorsal, *ve* ventral, *r* rechts, *l* links. 175 ×.

Fig. 51*a—g*. Serie von sieben aufeinanderfolgenden schrägen Frontalschnitten durch eine etwas ältere Embryonalanlage, in der sich die Anlagen der Schlundmuskulatur (*ph*) und des Genitalapparates (*gn*) eben zu sondern beginnen. Herstellung der Figur ebenso wie in Fig. 50. *r* rechts, *l* links, *vo* vorn, *hi* hinten. 175 ×.

Fig. 52*a—b*. Zwei senkrechte Querschnitte durch eine etwas ältere Embryonalanlage: *a* Schnitt durch die Gehirngegend mit der paarigen Anlage der Punktsubstanz, *b* fünfter darauffolgender Schnitt durch die Schlundgegend. Innerhalb der Schlundmuskulaturanlage beginnen sich die innersten Zellen zum Pharyngealepithel zu differenzieren. 350 ×.

Fig. 53*a—c*. Drei jeweils durch zwei nicht mitgezeichnete Schnitte voneinander getrennte, senkrechte Querschnitte durch eine Embryonalanlage, an der die Sonderung der Organanlagen beendet ist. Man erkennt die paarige Anlage der Epidermis, das durch Verschmelzung der paarigen Anlage entstandene Gehirn und das innerhalb der Schlundmuskulaturanlage unabhängig von der Epidermis differenzierte Pharyngealepithel. 225 ×.

Tafel XVIII.

Alle Figuren betreffen *Bothromesostomum personatum*, 54—62 Sommereier, 63 und 64 Wintereier.

Fig. 54*a—e*. Serie von fünf aufeinanderfolgenden Frontalschnitten durch das Vorderende eines etwas älteren Embryos wie Fig. 53. *a* der am meisten dorsale, *e* der am meisten ventrale Schnitt. Die Resorbierung des ventralen medianen Dotterlängsstreifens und damit die Verschmelzung der beiden Epidermishälften beginnt dorsal in der Hirngegend und schreitet von da nach hinten und ventralwärts fort. 200 ×.

Fig. 55. Schiefer Sagittalschnitt durch einen Embryo des gleichen Alters wie Fig. 54. Der Schnitt hat ventral vorn die rechte (*ep*), hinten die linke Epidermishälfte (ep_1) getroffen. In der Mitte der ventrale Dotterlängsstreifen. Das Schlundepithel steht mit der Epidermis in keiner Verbindung. 200 ×.

Fig. 56. Schräger Frontalschnitt durch einen Embryo wie Fig. 55, in der Richtung der dort eingetragenen Pfeile. 200 ×.

Fig. 57. Annähernd exakter Frontalschnitt durch einen Embryo wie Fig. 55, in der Höhe der inneren Pharyngealtasche (s. die in Fig. 55 eingetragenen Pfeile). 200 ×.

Fig. 58. Sagittalschnitt durch einen etwas älteren Embryo mit fast fertig entwickelter Epidermis. Die äußere Pharyngealtasche ist durch Schrumpfung etwas eingedrückt. 200 ×.

Fig. 59. Etwas schiefer Sagittalschnitt durch einen fertig entwickelten, eben ausgeschlüpften, im mütterlichen Uterus frei herumkriechenden jungen Wurm. Innerhalb der Dottermasse hat sich das Darmlumen (*dl*) als einfacher, epithelloser Spaltraum gebildet. 200 ×.

Fig. 60*a—b*. Zwei aufeinanderfolgende Querschnitte durch die Schlundgegend eines etwas älteren Wurmes. Beginn der Darmepithel-, Schizocöl- und Wassergefäßbildung. Die Epidermis links beim Schneiden etwas abgehoben. 350 ×.

Fig. 61. Etwas schiefer Sagittalschnitt durch einen noch innerhalb des

mütterlichen Uterus befindlichen jungen Wurm mit eben differenziertem Darmepithel. Im Leibesraum noch zahlreiche Dotterkugeln. 200 ×.

Fig. 62. Frontalschnitt (Richtung der Pfeile in Fig. 61) durch einen jungen Wurm kurz vor dem Auskriechen aus dem mütterlichen Uterus. 200 ×.

Fig. 63. Schnitt durch die etwa 30zellige Embryonalanlage eines Wintereies. 350 ×.

Fig. 64. Schiefer Sagittalschnitt durch ein Winterei. Der Embryo ist etwas älter als der in Fig. 55 dargestellte. Das Hirn ist erst auf dem zweitfolgenden Schnitt getroffen. 135 ×.

Tafel XIX.

Alle Figuren nach Sommereiern von *Mesostomum lingua.*

Fig. 65. Schnitt durch eine Eizelle inmitten der Dotterzellen. *x* resorbierter Nucleolus einer Dotterzelle? 350 ×.

Fig. 66. Schnitt durch ein Zweizellenstadium. 350 ×.

Fig. 67. Schnitt durch ein Ei im Zwölfzellenstadium. Der ganze Schnitt, auf dem fünf Blastomeren getroffen sind, gezeichnet. Bei der Färbung mit Eisenhämatoxylin hat sich die Dottermasse vollkommen schwarz tingiert. d_1 Reste des Dotterzellenplasmas mit Kernen (Anlagen der Hüllzellen). 350 ×.

Fig. 68. Schnitt durch eine Embryonalanlage mit beginnender Differenzierung der paarigen Gehirnanlage. 350 ×.

Fig. 69 *a—h.* Serie von acht aufeinanderfolgenden Schnitten durch eine etwas ältere Embryonalanlage. Man erkennt die Anlagen des Gehirns (*gh*), der Schlundmuskulatur (*ph*) und des Geschlechtsapparates (*gn*), sowie die paarige Anlage der Epidermis (*ep*). 350 ×.

Fig. 70. Querschnitt durch die Schlundanlage eines älteren Embryos. Das Schlundepithel hat sich differenziert, gleichzeitig beginnen die beiden Epidermishälften in der Medianebene zu verschmelzen. 350 ×.

Fig. 71. Querschnitt durch einen Embryo mit fertig entwickelter Epidermis. Die Wassergefäße sind angelegt, die Darmbildung hat noch nicht begonnen. 320 ×.

Fig. 72. Frontalschnitt durch einen gleichalterigen Embryo in der Höhe der inneren Pharyngealtasche. 320 ×.

Tafel XX.

Alle Figuren betreffen *Plagiostomum girardi.*

Fig. 73. Geschlechtsreifer Wurm, nach dem Leben gezeichnet. Durch die Haut des weißlichen Wurmes schimmert der dunkelgefärbte Darm hindurch. Das Hinterende des Körpers enthält einen Kokon, dessen Stielende zur Geschlechtsöffnung herausragt. Wenn das Stielende an der Unterlage durch Andrücken festgeklebt ist, kriecht der Wurm weiter und zieht sich auf diese Weise den Kokon selber aus seiner Geschlechtsöffnung heraus. Etwa 20 ×.

Fig. 74 *a.* An ein Bryozoenstämmchen befestigter Kokon, in dessen Innerem man 10 Embryonen zählt. 35 ×. *b* und *c* zwei andre Kokons. 30 ×.

Fig. 75. Schnitt durch einen jugendlichen Kokon. Es sind acht Embryonalbezirke (im Zweizellenstadium) mehr oder minder vollständig getroffen. 150 ×.

Fig. 76. Schnitt durch ein Dreizellenstadium. Die Blastomeren weichen nach der Teilung auseinander. 300 ×.

Fig. 77. Schnitt durch ein Achtzellenstadium. Der Peripherie des Kokons zugekehrt liegen vier Mikromeren mit mitotischen Kernen (auf dem Schnitt sind nur drei getroffen), nach innen zu vier Makromeren mit ruhenden Kernen (nur zwei getroffen). 300 ><.

Fig. 78. Desgl. Schnitt quer durch die vier Makromeren (Richtung der Pfeile in Fig. 77). 300 ><.

Fig. 79. Schnitt durch ein Stadium von etwa 20 Zellen. Die Mikromeren peripher, die Makromeren zentralwärts gelegen. 300 ><.

Fig. 80. Schnitt durch eine Embryonalanlage, deren Blastomeren wieder zu einem Haufen zusammengerückt sind, der bilateral-symmetrisch erscheint. 300 ><.

Fig. 81 *a—b*. Zwei Querschnitte durch eine Embryonalanlage, in der die Differenzierung der Organanlagen begonnen hat. *a* Schnitt durch die Hirn-, *b* durch die Schlundgegend. In *a* Beginn der Hüllzellen-, in *b* der Schlundepithelbildung. 300 ><.

Fig. 82. Schiefer Schnitt durch einen Embryo mit deutlich entwickelten Organanlagen. Beginn der Epidermisbildung. 300 ><.

Fig. 83. Schiefer Sagittalschnitt durch einen Embryo mit ziemlich weit entwickelter Epidermis. Auge, Hirn, Schlund fertig differenziert, keine Spur einer Darmbildung. 300 ><.

Über die Häutung und über einige Elemente der Haut bei den Insekten.

Von

W. Plotnikow
St. Petersburg.

Mit Tafel XXI, XXII und 6 Figuren im Text.

Vor drei Jahren hat mir Herr Prof. CHOLODKOVSKY vorgeschlagen den Häutungsprozeß bei Insekten hauptsächlich in histologischer Hinsicht zu erforschen.

Die vorliegende Arbeit ist nun ein Versuch, die genannte Aufgabe zu lösen und hat zu ihrem Gegenstand einige Vertreter der holometabolen Insekten.

Ich teile meine Arbeit in einen allgemeinen und einen speziellen Teil. Im ersten Teil betrachte ich solche Häutungserscheinungen, die bei allen Insekten und überhaupt Arthropoden gleich sind, — nämlich die Separation der alten Cuticula vom Hypoderma, die Exuvialflüssigkeit, das Wachstum der neuen Cuticula, die Härchenentwicklung und das Abwerfen der alten Cuticula. Der zweite Teil ist der Untersuchung der Exuvialdrüsen gewidmet.

I. Allgemeiner Teil.

A. Die Separation der alten Cuticula vom Hypoderma.

Beim Betrachten der zum Abwerfen bestimmten Cuticula des sich häutenden Insekts habe ich gefunden, daß die unterste (tiefste) Schicht derselben sich mit Hämatoxylin (DELAFIELD) und Hämalaun (MAYER) intensiv färben läßt (Fig. 1 und 35 *c*).

Obgleich nun die genannte Schicht bei den letzten Häutungen besonders deutlich hervortritt, ist sie auch bei früheren Häutungen leicht zu unterscheiden.

Erwachsene Larven von *Tenebrio molitor*, mittelgroße Raupen und Puppen von *Bombyx mori*, *Ocneria*, *Orgyia*, *Sphinx* u. a. und Puppen von *Chrysopa*, Coccinelliden, Chrysomeliden u. a. können dafür schöne Beispiele liefern.

Diese Schicht liegt an der Innenseite der abzuwerfenden Cuticula und überzieht alle Fortsetzungen derselben, nämlich die Cuticula der Tracheen, des vorderen und hinteren Darmes und der Ausführungsgänge verschiedener Drüsen.

Man muß aber diese Schicht von den innersten Schichten der eigentlichen Cuticula, die sich zuweilen ebenfalls mitfärben, streng unterscheiden. Der Bequemlichkeit halber wollen wir diese Schicht, nach ihrer Färbungsfähigkeit, die »plasmatische« Schicht nennen, zumal da auch PAUTEL[1] dieselbe als umgewandeltes Protoplasma der Hypodermiszellen ansieht.

Wenn die Cuticula und das Hypoderma zufällig auseinander gehen und dabei die bereits entwickelte »plasmatische« Schicht zerreißen, sieht man auf den Querschnitten der betreffenden Stelle, daß von der Innenseite der alten Cuticula, sowie von der Außenseite des Hypoderma fetzenartige Fortsätze nach innen, beziehungsweise nach außen sich erstrecken (Fig. 2 *c*). Dabei scheint es, als ob zwischen der Cuticula und dem Hypoderma eine dünne, aus flüssigen Eiweißstoffen bestehende Schicht sich befinde. Dieser Eindruck wird noch dadurch verstärkt, daß sich in den Falten der neuen Cuticula Ansammlungen der »plasmatischen« Schicht bilden (Fig. 48). Auch in den Tracheen der hinteren Segmente habe ich zwischen der alten und neuen Cuticula der sich häutenden *Ocneria*-Raupen ähnliche Ansammlungen eines färbbaren Stoffes bemerkt (Fig. 3). Sie stehen auch hier mit der unter der alten Cuticula gelagerten »plasmatischen« Schicht in unmittelbarer Verbindung.

Diese Ansammlungen der »plasmatischen« Schicht sind aber von einem ebenfalls färbungsfähigen, in der Exuvialflüssigkeit sich befindenden Eiweißstoff zu unterscheiden.

Die soeben beschriebene »plasmatische« Schicht scheint nun bei den Raupen gerade zur Zeit aufzutreten, wo bei ihnen die Erstarrungsperiode anfängt. Ich habe eine erstarrte Larve von *Tenebrio molitor* untersucht, die gerade im Stadium der Bildung der erwähnten Schicht sich befand.

---

[1] PAUTEL, Sur le clivage de la cuticule, en tant que processus temporaire ou permanent. Compt. Rend. CXXVI. 1898.

Die »plasmatische« Schicht ist in diesem Stadium vom Hypoderma deutlich abgegrenzt (Fig. 12), färbt sich mit Hämatoxylin stärker als die letztere und zeigt auch etwas von der für die Cuticula charakteristischen horizontalen Schichtung und feiner senkrechten (hier aber kaum merkbaren) Streifung. Die senkrechte Streifung ist in diesem Falle auch in den Hypodermiszellen sichtbar (Fig. 12).

Pautel, der die Häutung bei *Thrixion* beobachtet hatte, sagt folgendes darüber: »lorsque doit s'organiser la cuticule de remplacement, le siège du travail cuticulogène se transporte plus profondement; la nouvelle couche cuticulaire ne se formant pas immédiatement audessous des anciennes, mais à une certaine distance, tandis que la couche protoplasmatique interposée aux deux feuillets ainsi separés devient brillante, molle et homogène, comme si les trabécules du reticulum s'y resorbaient progressivement. Cette couche constitue une sorte de magma de remplissage dans laquelle la cuticule nouvelle peut librement développer des tubercules ou des piquants, la cuticule ancienne étant simplement jetée à la manière d'un pont sur les parties saillants.«

Pautel hält also die »plasmatische« Schicht für einen umgewandelten Teil des Hypoderma.

Die Eigenschaften der »plasmatischen« Schicht machen die Annahme wahrscheinlich, daß diese Schicht die Bewegungen des Hypoderma unter der Cuticula erleichtert; darin besteht, glaube ich, ihre Hauptrolle. Sie begünstigt eine Faltenbildung beim Vergrößern der Oberfläche der neuen Haut, beseitigt das Reiben beim Herausziehen der alten Cuticula aus den Tracheen und Ausführungsgängen der Drüsen usw. Anfänglich erfüllt sie diese Rolle allein und ganz selbständig, später aber wirkt sie mit der Exuvialflüssigkeit zusammen.

Da aber die neue Cuticula mit ihren Anhängen sich eben erst gleichzeitig mit der Ansammlung der Exuvialflüssigkeit zu bilden anfängt, so kann die »plasmatische« Schicht nicht als das angesehen werden, was Pautel als »magma de remplissage« bezeichnet.

Wir können wohl annehmen, daß die »plasmatische« Schicht bei der Häutung aller Arthropoden gebildet wird. Nach Wagners[1] Beobachtungen trennt sich bei Spinnen die neue Cuticula von der alten ab, indem sie eine dünne »elastische« Unterschicht derselben mit sich fortreißt. Wie wir weiter sehen werden, kann auch die »plasmatische« Schicht bei den Insekten unter dem Einflusse der

[1] Wl. Wagner, Beobachtungen über die *Araneina*. Arbeiten der St. Petersburger Gesellschaft der Naturforscher. Bd. XXI. 1890. (Russisch.)

zwischen derselben und der alten Cuticula eindringenden Exuvialflüssigkeit auf der Außenseite der neuen Cuticula haften bleiben.

B. Die Exuvialflüssigkeit.

Es wurde von vielen Forschern bei den Insekten und überhaupt bei den Arthropoden während der Häutung eine Ansammlung der Flüssigkeit unter der alten Cuticula bemerkt, deren Herkunft aber nur für die Insekten mehr oder weniger erklärt worden ist.

E. Verson[1] war der erste, der nachgewiesen hat, daß wenigstens die von ihm bei den Raupen von *Bombyx mori* entdeckten Hautdrüsen an der Bildung der Exuvialflüssigkeit teilnehmen.

Später sind die Versonschen Drüsen von E. Holmgren[2] bei mehreren Macrolepidopteraraupen gefunden.

Diese Drüsen scheiden periodisch das Sekret aus, das sie bei den Häutungen in den Raum zwischen der alten Cuticula und Hypoderma ergießen.

Neulich fand Tower[3] bei Larven von *Leptinotarsa 10-lineata*, daß die Exuvialflüssigkeit bei den früheren Häutungen durch die haarbildenden Zellen abgesondert werden soll; in den zwei letzten Larvenstadien sollen aber alle Härchen verloren gehen, während die Zellen derselben als große einzellige Exuvialdrüsen bestehen bleiben.

Meine Beobachtungen über die Exuvialdrüsen einiger Chrysomeliden- und Coccinelliden-Larven, worauf wir noch später zu sprechen kommen, stimmen mit den Angaben von Tower nicht überein. Ich habe nämlich gefunden, daß bei diesen Larven in allen Lebensaltern wohl gesonderte Exuvialdrüsen, ebenso wie Härchen existieren. Die haarbildenden Zellen aber scheinen gar keinen Anteil an der Bildung der Exuvialflüssigkeit zu nehmen.

Außerdem werde ich unten noch einige neue Exuvialdrüsen beschreiben, die bei Larven einiger Insekten (nämlich *Tenebrio molitor*, einer *Chrysopa*-Art, einer Mikrolepidopteren-Art und einer Nematiden-Art) vorkommen. Ich zweifle auch nicht, daß bei weiteren Untersuchungen Exuvialdrüsen auch bei andern Insektenordnungen sich finden werden.

---

[1] E. Verson, Di una serie di nuovi organi escretori scoperti nel filugello. R. Staz. bacol. di Padova. 1890.

[2] E. Holmgren, Studier öfver hudens och de körtelartade hudorganens.... Kongl. Sven. Vetensk. Acad. Handl. Bd. XXVII. 1895.

[3] W. Tower, Observations on the structure of the exuvial glands. Zool. Anz. 1902.

An dieser Stelle halte ich auch für nötig, auf die merkwürdige Tatsache hinzuweisen, daß die Exuvialdrüsen nach dem Larvenleben verschwinden; die bei der Puppenhäutung entstehende Exuvialflüssigkeit muß also auf irgend eine andre Weise sich bilden.

Schon bei der letzten Häutung der Raupen von *Orgyia* und *Bombyx mori* bemerkte ich das Erscheinen der Vacuolen in den Hypodermazellen. Man kann diese Erscheinung auch bei früheren Häutungen beobachten, aber sie ist dann bei weitem nicht so deutlich.

Die winzigen Vacuolen befinden sich dicht unter der äußeren Oberfläche des Hypodermas und bilden also eine oberflächliche Vacuolarschicht (Fig. 4). Zwischen den kleinen Vacuolen kommen auch größere vor; sowohl diese, als jene befinden sich auch innerhalb der Hypodermazellen.

Bei der Verpuppung der Larven von *Tenebrio molitor* und bei den Chrysomeliden fand ich ebenfalls die Vacuolenschicht und die einzelnen Vacuolen in den Hypodermazellen (Figg. 35, 47).

Bei den sich häutenden Puppen von *Papilio podalirius* und *Orgyia* sind die Vacuolen viel größer (Fig. 5).

Ich muß hier aber bemerken, daß ich die Vacuolarisation nicht gleichzeitig in dem gesamten Hypoderma, sondern nur auf einzelnen Strecken desselben beobachtet habe, woraus offenbar zu schließen ist, daß dieselbe entweder nur stellenweise, oder jedenfalls nicht überall gleichzeitig vacuolarisiert wird.

Da die Vacuolen offenbar eine Flüssigkeit enthalten, so ist es wohl möglich, daß Pautel[1], wenigstens zum Teil, recht hat und daß das Hypoderma eine der Quellen der Exuvialflüssigkeit bildet.

Wie aus dem Vorhergehenden erhellt, erscheinen die Vacuolen in den Hypodermazellen nicht nur bei den Larvenhäutungen, wo die Exuvialdrüsen vorhanden sind, sondern auch bei der Puppenhäutung, wo keine Exuvialdrüsen existieren.

Es ist sehr möglich, daß es noch eine dritte Quelle der Exuvialflüssigkeit gibt.

Nach Versons[2] Forschungen über die Seidenraupe besteht nämlich die zwischen den beiden Cuticulae der sich häutenden Raupe befindliche, von den Exuvialdrüsen abgesonderte Flüssigkeit bis zur vierten Häutung aus einer Lösung oxalsaurer Salze, während bei den darauffolgenden Häutungen — also bei der Entstehung der Puppe und der Imago — dieselbe harnsaure Salze enthält. Ganz ebenso ver-

[1] l. c.

[2] l. c.

hält sich aber auch der Inhalt der Malpighischen Gefäße in verschiedenen Lebensperioden des Insekts.

Bei meinen Untersuchungen über die Häutung der Seidenraupe und andrer Raupen habe ich niemals in den Versonschen Drüsen Kristalle gefunden. Dafür gelang es bei der zweiten Häutung der Seidenraupe oxalsauren Kalk außerhalb dieser Drüsen zu finden. Als die neue Cuticula noch sehr dünn war, konnte ich zwischen den Cuticulae keine Spur von Kristallen dieses Salzes sehen, während dagegen die Malpighischen Gefäße mit denselben überfüllt waren; später — vor dem Ende der Häutung — erscheinen die Kristalle des oxalsauren Kalks zwischen den beiden Cuticulae in großer Menge, die Malpighischen Gefäße sind aber von denselben fast vollständig frei. Die zwischen den Cuticulae befindlichen Kristalle erscheinen hier in der Form länglicher Platten mit abgerundeten Enden; außerdem kamen auch aus etwas kleineren Platten zusammengesetzte Drusen vor (Fig. 6). Daß die betreffenden Kristalle aus oxalsaurem Kalk bestanden, zeigte mir ihre Unlöslichkeit in Essigsäure. In den Versonschen Drüsen habe ich dieselben weder in der ersten, noch in der zweiten der obenerwähnten Häutungsperioden beobachtet.

Das Erscheinen der Kristalle zwischen den Cuticulae und das gleichzeitige Verschwinden derselben in den Malpighischen Gefäßen sprechen zugunsten der von Tichomirow [1] geäußerten Meinung, daß die in dem Raume zwischen den beiden Cuticulae befindliche Flüssigkeit aus den Malpighischen Gefäßen stammen kann, indem dieselbe zwischen dem Epithel des Hinterdarmes und seiner Chitinintima sich ansammelt und unter die Haut vordringt. Wenn das wirklich der Fall ist, so geschieht es jedenfalls nur zu der Zeit, wo die Häutung bald zu Ende ist.

Die Exuvialflüssigkeit enthält auch, wie schon oben kurz erwähnt wurde, einen färbbaren Eiweißstoff. Große Ansammlungen dieses Stoffes sind zwischen den neugebildeten zahlreichen Härchen der Larven von *Ocneria* und *Orgyia* zu beobachten. Wenigstens teilweise wird dieser Stoff von den Versonschen Drüsen ausgeschieden. Ich habe nämlich bei *Bombyx mori*, *Ocneria* u. a. beobachtet, daß die Vacuolen einiger Versonschen Drüsen mit färbungsfähigem körnigem Stoffe angefüllt waren.

Jetzt wollen wir zu erklären versuchen, wie die Flüssigkeit unter die separierte alte Cuticula eindringt. Noch bevor die Bildung der

[1] A. Tichomirow, Grundzüge des praktischen Seidenbaues. Moskau 1895. (Russisch.)

neuen Cuticula angefangen hat, wird schon die alte Cuticula unter dem Einflusse der Flüssigkeit vom Hypoderma abgehoben. In der Regel dringt die Exuvialflüssigkeit zwischen das Hypoderma und die »plasmatische« Schicht ein, wobei gewöhnlich ein unbedeutender Teil der letzten am Hypoderma haften bleibt (Fig. 1 *c*). Es geschieht aber manchmal, daß der größere Teil, ja sogar die ganze »plasmatische« Schicht, auf der Seite des Hypoderma liegen bleibt.

Das Eindringen der Exuvialflüssigkeit geschieht, wie es auch PAUTEL[1] beschrieben hat, in folgender Weise: in der »plasmatischen« Schicht erscheinen Vacuolen, die in horizontaler Richtung gegeneinander wachsen und sich miteinander vereinigen.

Mit der Ansammlung der Flüssigkeit bildet sich also zwischen der Cuticula und dem Hypoderma ein freier Raum für das Wachsen der Härchen, Cuticulardörnchen u. dgl.

Die Ansammlung der Exuvialflüssigkeit dauert bis zum Abwerfen der alten Cuticula; zu gleicher Zeit bildet sich die neue Cuticula.

Die Exuvialflüssigkeit, die in erster Linie zum Abschieben der alten Cuticula bestimmt ist, dient zugleich auch zum Erweichen derselben und kann in einigen Fällen sogar den größten Teil derselben auflösen. Der alte Panzer des Flußkrebses nimmt, nach BRAUNS[2] Beobachtungen, in der Dicke ab und wird ärmer an Kalksalzen. Bei Diplopoden (nach VERHOEFF[3]) wird die Cuticula vor dem Abwerfen weich und dünner; das Erweichen geschieht infolge der unter dem Einflusse der Harnsäure entstandenen Auflösung des Kalkes. Bei der Larve von *Tenebrio molitor* habe ich die zum Abwerfen bestimmte Cuticula, mit Ausnahme der pigmentierten Oberschicht und des unter derselben liegenden unbedeutenden Teils, vernichtet gefunden (Fig. 36). Auf den Querschnitten der mit Sublimat und Essigsäure fixierten und mit Karmin gefärbten Larven sieht man, daß an der Stelle des vernichteten Teils der Cuticula, ein gefärbter körniger Streifen bleibt, der, wie es scheint, nichts andres ist, als ein Produkt der Auflösung der alten Cuticula.

Das Erweichen und das Verdünnen der Cuticula habe ich auch bei den sich häutenden Puppen von *Papilio podalirius* beobachtet.

---

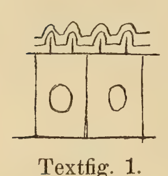
[1] l. c.

[2] M. BRAUN, Über die histologischen Vorgänge bei der Häutung von *Astacus fluviatilis*. Arb. Zool.-Zoot. Inst. Würzburg. Bd. II. 1875.

[3] VERHOEFF, Die Häutung der Diplopoden. Ref. in Zool. Centralbl. 1901.

C. Die Bildung und der Bau der Cuticula.

Ich habe bei *Ocneria*-Raupen in dritter Häutung nur zwei Schichten oder Lamellen der neuen Cuticula beobachtet. Stellenweise waren diese Lamellen zufällig voneinander getrennt und beide trugen Dörnchen; daraus kann man schließen, daß die unteren Dörnchen innerhalb der Dörnchen der oberen Lamelle steckten. Bei den Raupen von *Bombyx mori* sieht man deutlich, daß die Fortsätze der Hypodermazellen in die Höhle der Dörnchen sich erstrecken (Fig. 7). Das beweist uns, daß die Bildung der jungen Cuticula durch das Ablagern der Cuticularlamellen auf der Oberfläche der Hypodermazellen und der Fortsätze derselben geschieht (Textfig. 1).


Textfig. 1.

Mit dem Wachsen der Cuticula verlängern sich auch die Fortsätze. Zu gleicher Zeit nähern sich die Fortsätze jeder Hypodermazelle basalwärts allmählich aneinander und bilden zuletzt ein kompaktes Stielchen. Auf diese Weise entstehen an den Hypodermazellen büschelförmige Fortsätze (je ein Fortsatz an jeder Zelle), die sich in der horizontal geschichteten Cuticula in senkrechter Richtung lagern (Fig. 8). Die Spitzen der ursprünglichen Fortsätze lassen sich mit Hämatoxylin nicht färben, dagegen sind der Stiel und die Basen der ursprünglichen Fortsätze färbungsfähig. Zwischen den färbbaren und den färbungsunfähigen Teilen läßt sich keine scharfe Grenze führen. Bei den erwachsenen Raupen von *Smerinthus* habe ich in der Cuticula gleiche Bildungen beobachtet, die sich von den soeben beschriebenen nur dadurch in ihrem Aussehen unterscheiden, daß die einzelnen ursprünglichen Fortsätze mehr gleichmäßig miteinander verschmelzen.

E. Holmgren[1] beobachtete in der Cuticula der Abdominalfüßchen der Raupe von *Smerinthus ocellatus* (für meine Präparate habe ich die Haut des Rückens verwendet) fadenförmige Fortsätze der Hypodermazellen, die in der Richtung der Cuticulardörnchen gestreckt waren, wobei einzelne Fäden in diesem Falle basalwärts zu einem allgemeinen Stiel sich nicht vereinigten.

In einem andern Falle, wo jedes Cuticulardörnchen einer Hypodermazelle entsprach, hat Holmgren gefunden, daß die Fortsätze jeder Zelle in der Richtung der Dörnchenspitze sich einander näherten.

[1] l. c.

Ähnliche Zellenfortsätze, wie bei *Bombyx*-Raupen, habe ich auch in der Haut einer Syrphiden-Larve beobachtet; von einer Hypodermazelle gehen hier aber mehrere Fortsätze (Fig. 10) aus, die jedoch in diesem Fall von der Anwesenheit der Cuticulardörnchen nicht abhängig sind.

Beim Untersuchen der fast fertigen Cuticula einer Larve von *Tenebrio molitor* habe ich folgende Beziehungen zwischen der Cuticula und dem Hypoderma beobachtet. Von den Hypodermazellen geht eine Menge fadenförmiger Fortsätze aus, die eine Strecke lang auch im Protoplasma der Zellen sich verfolgen lassen (Fig. 11). Sie erstrecken sich in der Cuticula fast bis zur äußeren Oberfläche derselben hindurch, wie es wenigstens aus der feinen vertikalen Streifung der Cuticula zu erschließen ist. Bei der zufälligen Trennung der Cuticula vom Hypoderma in diesem Stadium behält oft das letztere seine fadenförmigen Fortsätze, von welchen dasselbe, wie mit langen und dichten Flimmerhaaren besetzt ist.

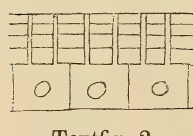
Bei Nematiden-Larven und bei den Puppen von *Orgyia*, *Ocneria*, *Sphinx*, *Smerinthus* wird die jüngste, unterste, sich von der übrigen jungen Cuticula leicht trennende Lamelle durch die protoplasmatischen Fäden, die eine Strecke lang in Hypodermazellen sichtbar sind, durchdrungen. Auf ihrer äußeren Oberfläche sind die Cuticulardörnchen nicht zu sehen (Fig. 13). Der obere dicke Teil der jungen Cuticula hat eine merkliche vertikale Streifung: die protoplasmatischen Fäden sind hier bereits cuticularisiert. Die Cuticularsubstanz lagert sich also auf der Oberfläche des Hypoderma ab, während dieselbe auf der Oberfläche der fadenförmigen Fortsätze nicht abgesondert wird, d. h. in der Cuticula sind Kanäle vorhanden, in welchen die erwähnten fadenförmigen Fortsätze sich lagern; die letzteren cuticularisieren sich allmählich von den Distalenden proximalwärts.

Ich habe keine horizontale Schichtung in der Cuticula von *Nematus*-Larven und in der jungen Cuticula der Puppen von *Smerinthus*, *Orgyia* und der Larven von *Tenebrio molitor* beobachtet; in der fast fertigen Cuticula der Puppen von *Papilio podalirius*, *Sphinx* und der Larve von *Tenebrio* ist aber diese Schichtung ebensogut wie die senkrechte Streifung zu sehen. Aber auch bei den erstgenannten Insekten muß die Cuticula horizontal geschichtet sein, worauf schon das leichte Trennen der unteren Lamelle von der übrigen Cuticula hinweist. Das Ablagern der Cuticularlamellen bei den genannten Insekten scheint mir mit dem hier beigegebenen Schema (Textfig. 2) ausgedrückt werden zu können. Es geschieht wahrscheinlich nach

diesem Schema auch die sukzessive Bildung der Lamellen in den unteren Schichten der Cuticula der Raupen von *Bombyx*, *Ocneria*, *Sphinx* u. a.

Wollen wir jetzt den Bau der fertigen Cuticula bei einigen Insekten betrachten.

Auf dem Rücken der Larve von *Tenebrio molitor* bildet die oberste Schicht der Cuticula eine stark lichtbrechende, strukturlose Membran (Fig. 12 *e*). Die unmittelbar unter dieser Membran liegende Cuticula ist bis in eine gewisse Tiefe diffus gelblichbraun pigmentiert; sie ist sehr fest und zeigt eine deutliche senkrechte Streifung. Der übrige nicht pigmentierte Teil der Cuticula (der als ihr Hauptteil betrachtet werden kann) ist ungefähr 10—12mal so dick als die pigmentierte Schicht. Außer der senkrechten Streifung ist hier auch eine horizontale Schichtung deutlich zu sehen. Dieser dicke Teil besteht aber eigentlich aus zwei Schichten, die keine scharfe Grenze zwischen sich ziehen lassen; die Lamellen der unteren Schicht sind gröber, als diejenigen der oberen Schicht (was an der mit Kalilauge behandelten Cuticula sich besonders deutlich erkennen läßt) und sind weicher als die letzteren.



Textfig. 2.

An den Stellen, wo die Cuticula Falten bildet, — wie z. B. an der Grenze der Rücken- und Bauchschilder und zwischen den Segmenten, — trägt die obere, lichtbrechende Cuticularmembran harte pigmentierte kegelförmige Bildungen (Fig. 15), die in der dieselben umgebenden weicheren Cuticula eingeschlossen und deren Spitzen nach innen gerichtet sind. Diese Bildungen stellen also eine Art von innerer Skulptur der Cuticula dar und entsprechen einzelnen voneinander getrennten Teilchen der harten pigmentierten Schicht der Cuticula. Stellenweise fehlt in der Cuticula die pigmentierte Schicht, so daß nur die lichtbrechende Membran und die pigmentlose Hauptmasse der Cuticula beständig vertreten sind.

Fast dasselbe läßt sich auch von der Cuticula der Puppen von *Sphinx ligustri*, *Smerinthus*, *Papilio podalirius* u. a. (vgl. Fig. 14) sagen.

Von der Fläche betrachtet läßt die Cuticula der Larve von *Tenebrio molitor* eine Einteilung in kleine sechseckige, durch sehr feine helle Grenzen voneinander geschiedene Felder beobachten.

Die Cuticula der von mir beobachteten Raupen weist ebenfalls eine oberflächliche, dünne stark lichtbrechende Lamelle auf, die an dem Bau der Cuticulardörnchen teilnimmt.

Während aber die Cuticula der härchentragenden Warzen bei erwachsenen *Ocneria*-Raupen eine harte pigmentierte oberflächliche Membran bildet, ist bei denselben Raupen im ersten Lebensalter die ganze Cuticula der Warzen hart und pigmentiert (Fig. 33 *p*). In der Regel liegt unter der dünnen äußerlichen Membran der Cuticula eine pigmentlose, aus horizontalen Lamellen bestehende Schicht, in welcher senkrechte cuticularisierte Fortsätze der Hypodermazellen in Bündeln gelagert sind (Fig. 9). Es sind also auch bei den Raupen nur zwei Schichten der Cuticula beständig zu finden, nämlich eine oberflächliche Membran und eine untere dickere Schicht.

Von der Fläche betrachtet zeigt sich die Cuticula der erwachsenen Raupen von *Smerinthus* in ihren obersten Schichten durch undeutliche helle Grenzen in kleine Felder eingeteilt; die Grenzen sind als Zwischenräume der Distalenden der einzelnen soeben erwähnten Bündel zu betrachten.

Bei einer Syrphiden-Larve ist ebenfalls eine äußerliche, ziemlich dicke, stark lichtbrechende Membran der Cuticula zu beobachten; unter derselben liegt die geschichtete, bündelartig gruppierte cuticularisierte Fortsätze der Hypodermazellen enthaltende Cuticularsubstanz.

Die Cuticula der von mir untersuchten Insekten besteht also aus einer oberen stark lichtbrechenden Membran und einer unteren lamellösen Schicht, welche die Hauptmasse der Cuticula bildet. In dieser unteren Schicht sind entweder einzelne senkrechte Fasern, oder senkrechte bündelartige Bildungen eingeschlossen. Diese und jene stellen cuticularisierte Fortsätze der Hypodermazellen dar. Die Lamellen der unteren Schicht legen sich um so enger aneinander, je näher dieselben zur Oberfläche zu liegen kommen, so daß zuletzt die Grenzen der Lamellen sich fast vollständig verlieren. Stellenweise werden die obersten Lamellen sehr hart und sind ebenso wie die äußere Membran pigmentiert, oder aber es bleiben dieselben farblos, so daß allein die äußere Membran pigmentiert wird. Das Hartwerden und die Pigmentierung sind aber nicht überall gleichmäßig verbreitet und können sogar in benachbarten Strecken der Cuticula eine verschieden große Zahl von Lamellen derselben einnehmen (vgl. über die innere Skulptur).

Jetzt will ich über die physiologische Bedeutung einzelner Elemente der Cuticula einige Worte sagen.

M. Braun[1] hat den Cuticulardörnchen eine ursprüngliche Be-

[1] l. c.

deutung in der Häutung zugeschrieben; sie dienen, nach seiner Meinung, zur mechanischen Ablösung der abzustreifenden Cuticula von dem Hypoderma. Dagegen muß ich bemerken, daß bei den Insekten, wo die Bildung der »plasmatischen« Schicht und der Exuvialflüssigkeit dem Erscheinen der Cuticulardörnchen vorausgehen, diese Dörnchen eine solche Bedeutung nicht haben können. Außerdem sprechen gegen die Braunsche Auffassung noch folgende Tatsachen: 1) ein und dasselbe Insekt ist im gewissen Stadium mit Cuticulardörnchen versehen, im andern besitzt es dieselben nicht, 2) einige Insekten haben gar keine Cuticulardörnchen, 3) oft sind die erwähnten Dörnchen nur stellenweise auf der Cuticula vorhanden.

Ich will hier ein Urteil über die Bestimmung der Cuticulardörnchen in verschiedenen Fällen nicht aussprechen und erlaube mir nur die Ansicht von Escherich[1] kurz anzuführen. Er sieht nämlich die Skulptur als den Ausdruck einer speziellen Anpassung an, durch welche die Cuticula eine Festigkeit und zugleich eine Biegsamkeit bekommt. Von gleicher Bedeutung ist auch wohl zweifellos die innere Skulptur bei der Larve von *Tenebrio molitor* und bei den Puppen von *Sphinx*, *Papilio podalirius* u. a.

Wie man aus dem oben Gesagten sehen kann, sind die senkrechte Streifung der Cuticula der Larve von *Tenebrio molitor*, der Puppen von *Sphinx*, *Papilio* u. a. und auch die bündelartigen Cuticularfiguren in der Cuticula der Raupen von *Ocneria*, *Bombyx*, *Smerinthus* u. a., sowie der von mir untersuchten Syrphiden-Larve auf cuticularisierte Fortsätze der Hypodermiszellen zurückzuführen. Es scheint mir nun, daß ihre Bestimmung erstens darin besteht, daß sie die Lamellen der Cuticula zusammenbinden und dadurch der Cuticula eine Festigkeit verleihen; zweitens, daß sie die Cuticula und das Hypoderma aneinander befestigen, ungefähr in derselben Art, wie nach N. Holmgrens[2] Angaben die Muskeln an der Cuticula befestigt werden.

Diese Fortsätze werden bei der Häutung in der sich bildenden »plasmatischen« Schicht resorbiert, wodurch also die »Separation« der alten Cuticula vom Hypoderma zustande kommt.

Was den feineren Bau der Cuticula, d. h. den Bau der Lamellen selbst, der senkrechten Fasern und der bündelartigen Cuticularfiguren

---

[1] K. Escherich, Einiges über die Häutungshaare der Insekten nach ihrem Funktionswechsel. Biol. Centralbl. Bd. XVII. 1897.

[2] N. Holmgren, Über das Verhalten des Chitins und Epithels zu den unterliegenden Gewebearten bei Insekten. Anat. Anz. Bd. XX. 1902.

anbetrifft, — so scheinen die Lamellen homogen, die in denselben sich befindenden bündelartigen Figuren aber faserig zu sein, wie man es in der Cuticula der Raupe von *Smerinthus* deutlich sehen kann. Die letzteren entsprechen wohl ohne Zweifel Komplexen von einfachen Fasern der Cuticula der Larve von *Tenebrio molitor*.

Bei den von mir untersuchten Insekten habe ich in der Cuticula BÜTSCHLIS[1] wabige Struktur nicht gefunden. Auf mit Kalilauge behandelten Querschnitten der Cuticula der Puppe von *Papilio podalirius* ist nur ein aus horizontalen Lamellen und senkrechten Fasern bestehendes Kreuzwerk zu sehen. In der Mitte des Schnittes ist dieses Bild besonders deutlich. Nach Eintrocknen des Schnittes verdunkeln sich die Zwischenräume der senkrechten Fasern und der horizontalen Lamellen und es entsteht infolgedessen ein Mosaikbild. Jedes Teilchen dieses Bildes entspricht in der Wirklichkeit der Durchkreuzung einer senkrechten Faser mit einer horizontalen Lamelle. Diese Teilchen sind also in horizontalen und senkrechten Reihen geordnet. In die unteren Teile der Cuticula dringt infolge der bedeutenden Eintrocknung, die durch großen Wasserverlust entsteht, die Luft in die Zwischenräume herein, so daß auf dem Präparat diese Zwischenräume bei durchgehendem Licht schwarz erscheinen. Es entsteht dadurch ein schwarzes, grobes Netz, welches den größten Teil der Cuticularelemente unserm Auge entzieht. In kleinen Maschen dieses Netzes liegen ganz voneinander isolierte Cuticularteilchen, die den Durchkreuzungspunkten der horizontalen Lamellen mit senkrechten Fasern entsprechen.

Auf einem Flächenschnitt derselben Cuticula sieht man bei starken Vergrößerungen (ZEISS Imm. $^1/_{12}$, Comp. Oc. 12. Tub. 200) ein mit hellen Punkten dicht besätes Feld; diese Punkte entsprechen den durchschnittenen senkrechten Fasern. Das ganze Feld erscheint wieder in kleine Felder eingeteilt, welche den Hypodermazellen entsprechen. Die Zwischenräume dieser Felder sind von den durchschnittenen Fasern frei. Auf Querschnitten der Cuticula sieht man ebenfalls faserfreie senkrechte Streifen. Nach Eintrocknen des Flächenschnittes verdunkeln sich die Räume zwischen den hellen Punkten und wir bekommen ein Bild, welches dem von BÜTSCHLI gegebenen Bild eines Flächenschnittes des Panzers des Flußkrebses (Taf. VI, Fig. 20) fast gleich ist. Die Grenzen der Feldchen bleiben hell.

[1] O. BÜTSCHLI, Vorläufiger Bericht über fortgesetzte Untersuchungen an Gerinnungsschäumen, Sphärokrystallen und die Struktur von Cellulose und Chitinmembranen. Verh. Nat.-Med. Ver. Heidelberg. Bd. V. 1897.

Kürzlich hat BIEDERMANN[1] eine besondere faserschichtige Struktur in Panzerbildungen der Arthropoden beschrieben. Ich habe solche Struktur im Panzer des Flußkrebses beobachtet und konnte dieselbe mit dem Bau der Cuticula der Puppe von *Papilio podalirius* vergleichen. Die Lamellen der letzteren sind aber alle einander gleich und die zwischen den senkrechten Fasern sich befindende Cuticularsubstanz, aus welcher die Lamellen bestehen, zeigt gar keine Zusammensetzung aus Fasern, die in verschiedenen Richtungen verlaufen sollten. Auch die Anwesenheit von senkrechten Fasern in der Cuticula der *Papilio podalirius*-Puppe und der andern von mir studierten Insekten steht wohl außer Zweifel. Im Panzer des Flußkrebses befinden sich anstatt dieser Fasern Porenkanäle. Außerdem haben die Schichten (Lamellen) des Panzers keine scharfen Grenzen, da die horizontalen Fasern einer Schicht in die anders verlaufenden Fasern der benachbarten Schicht übergehen.

Der Bau und die Bildungsweise der Cuticula geben uns einen Aufschluß über den Ursprung der Cuticularsubstanz, worüber schon mehrmals verschiedene Meinungen ausgesprochen worden sind. Meine Untersuchungen haben mir gezeigt, daß die Cuticula zuerst zwischen den Fortsätzen der Hypodermiszellen sich ablagert, wobei ihre Substanz vom Hypoderma deutlich abgegrenzt ist, — man kann also diese Substanz für ein Absonderungsprodukt des Hypoderma erachten. Andrerseits verlieren die Fortsätze der Hypodermiszellen distalwärts allmählich ihre Färbungsfähigkeit: das weist darauf hin, daß die Cuticularsubstanz auch ein Umwandlungsprodukt des Protoplasmas sein kann. Auch die Bildung der »plasmatischen« Schicht läßt eine solche Umwandlung vermuten, da diese Schicht die Eigenschaften des Protoplasmas von Hypodermazellen besitzt und vielleicht einer in der Entwicklung zurückgebliebenen Cuticularschicht entspricht.

D. Die Entwicklung der Härchen.

In diesem Kapitel werde ich nur die Entwicklung der auf den Rückenwarzen erwachsener *Ocneria*-Raupen (in der vierten Häutung) sich befindenden Härchen besprechen, und die in den Härchenzellen selbst vorgehenden Veränderungen mit Stillschweigen übergehen. In den von der Exuvialflüssigkeit gefüllten Raum unter der alten Cuticula tritt aus einer Härchenzelle ein faseriger Fortsatz hervor. Dieser Fortsatz wird zu gleicher Zeit mit dem Hypoderma von einer dünnen

[1] BIEDERMANN, Über die Struktur des Chitins bei Insekten und Crustaceen. Anat. Anz. Bd. XXI. 1902.

Cuticularschicht bedeckt. Dabei bildet sich um die Basis des Härchens herum eine ringförmige Vertiefung der Epithelschicht. Die Cuticula der äußeren Wand dieser Vertiefung gehört der zweiten Härchenzelle (Textfig. 3 *a*). Allmählich trennt sich nun die cuticulogene Oberfläche dieser Zelle von der Cuticula ab und bedeckt sich mit einer neuen Cuticula, wodurch der Cuticularbelag der äußeren Wand der ringförmigen Vertiefung zweischichtig wird (Textfig. 3 *b*). Die äußere Schicht bildet nun die Verbindungshaut des Härchens, die innere aber — seine Theca, die unmittelbar in die Cuticula des Härchens selbst übergeht. Später verdickt sich die Theca sehr stark (ihr Verbindungsteil mit der Härchenbasis ausgenommen) und wird stark lichtbrechend. Zugleich wächst und verdickt sich die Cuticula der Haut und des Härchens und die Theca wird von der Hautcuticula rings dicht umschlossen (Textfig. 3 *c*). Gegen die Zeit des Fertigwerdens der Härchencuticula geht der im Härchen steckende Fortsatz der Trichogenzelle allmählich zugrunde und es bildet sich also im Härchen eine Höhlung, die sich auch etwas in die Trichogenzelle hinein erstreckt, woselbst sie schließlich mit einer dünnen Cuticularmembran ausgekleidet wird.



Textfig. 3.

Bei der Häutung, wenn die alte Cuticula sich vom Hypoderma ablöst, wird auch die Cuticularmembran aus der Trichogenzelle herausgezogen. Sie erscheint dann in verschiedener Form und Größe, bald als eine geräumige, zusammengefallene Röhre, bald in der Gestalt eines feinen langen zylindrischen Kanals. Diese Exuvien befestigen sich an der Basis der Härchen und ihre Höhle setzt sich in die Höhle der Härchen fort (Textfig. 3 *c*; *pl* »plasmatische« Schicht).

E. Das Abwerfen der alten Cuticula.

Es ist vor allem interessant, diejenige Stelle, wo die zum Abwerfen bestimmte Cuticula zuerst platzt, histologisch zu untersuchen. Zu diesem Zwecke können Schmetterlingspuppen und verschiedene Larven, bei welchen diese Stelle sich in der Mittellinie des Rückens

befindet und meistens durch einen hellen Streifen bezeichnet wird, mit großer Bequemlichkeit benutzt werden. Auf einem entsprechenden Querschnitt der Cuticula einer Larve von *Tenebrio molitor* finde ich eine Unterbrechung der harten, pigmentierten Schicht, während die obere dünne, lichtbrechende Membran und die dicke pigmentlose weiche Schicht ununterbrochen bleiben (Fig. 12). Da nun, wie wir schon früher gesehen haben, die pigmentlose Schicht durch den Einfluß der Exuvialflüssigkeit allmählich vernichtet wird, so ist es klar, daß an der betreffenden Stelle die Cuticula sehr leicht aufreißt. Eine ähnliche Unterbrechung der harten, pigmentierten Schicht der Cuticula habe ich auch am Kopfe einer Nematiden-Larve beobachtet.

II. Spezieller Teil.

A. Die Versonschen Drüsen.

Verson[1] hat die Exuvialdrüsen zuerst bei dem Seidenwurme beschrieben. E. Holmgren[1] fand sie bei vielen Makrolepidopterenraupen.

Die Lage, der Bau und die Funktion der Versonschen Drüsen bei den Lipariden-Raupen weisen manche Besonderheiten auf, so daß ich über dieselben weiter unten besonders sprechen werde.

Die Verteilung der Drüsen bei den von mir erforschten Raupen von *Bombyx mori*, *Smerinthus*, *Gastropacha pini*, *Phalera bucephala* und einigen andern (undeterminierten) Arten ist dieselbe, wie sie Verson für *Bombyx mori* beschreibt.

In den Thorakalsegmenten liegen sie zu zwei Paaren in jedem Segmente: das obere Paar befindet sich vor den Stigmen oder auf den denselben entsprechenden Stellen, das untere liegt aber an der Basis der Füßchen. Die neun Abdominalsegmente sind nur mit je einem Paare von Drüsen versehen. Hier haben die Drüsen überhaupt eine gleiche Lage, wie die oberen Drüsen der Thorakalsegmente; nur im neunten Segmente, wo die Stigmen fehlen, liegen die Drüsen etwas mehr nach hinten und in gleicher Höhe mit den Stigmen des achten Abdominalsegments.

Bei den erwachsenen Raupen (im vierten Lebensalter) haben sie in der Regel die Gestalt blattartiger Organe, die an der Innenseite der Haut befestigt sind und in der Leibeshöhle liegen. Die größten von ihnen befinden sich im dritten Thorakal- und im ersten

[1] l. c.

Abdominalsegmente; von hier an verkleinern sie sich allmählich nach hinten, während die zwei vordersten thorakalen Paare sehr klein sind. Bei einigen Raupen habe ich dieselben im ersten Thorakalsegment gar nicht gefunden; vielleicht befinden sie sich hier in einem reduzierten Zustande.

Die Drüsen der jungen Raupen sind mehr oder weniger von gleicher Größe und treten immer in der vollen Zahl auf.

Bei Raupen von *Smerinthus populi* im vierten Lebensalter sind die blattartigen Drüsen ungefähr 1 mm groß, fast horizontal (parallel der Körperoberfläche) gelagert und mit ihrem nach vorn gerichteten Halse an der Haut befestigt. Bei andern Raupen liegen sie nicht parallel der Körperoberfläche, sondern sind gegen dieselbe mehr oder weniger schief gerichtet.

Mit dem Wachsen der Raupe vergrößern sich auch die Drüsen; während dieselben im ersten Alter etwa 0,02—0,03 mm messen, erreichen sie bei der letzten Häutung der Raupe eine Länge von mehr als 2 mm.

Bei den erwachsenen, sich häutenden Raupen von *Bombyx mori*, *Gastropacha pini* u. a. lassen sich alle Bestandteile der Versonschen Drüsen deutlich sehen. Den Hauptteil der Drüse bildet die sekretorische Zelle, deren Form die blattförmige Gestalt des ganzen Organs bedingt. Im proximalen (also der Haut zugewendeten) Teile der Drüse sieht man zwei Zellen, welche in ihrem Protoplasma den Ausführungsgang enthalten, der sich in einer dieser Zellen stark verzweigt.

Der Ausführungsgang läßt sich besonders gut zu der Zeit beobachten, wo die neue Cuticula noch ziemlich dünn ist. Sein Cuticularbelag setzt sich nach außen in die Cuticula der Haut fort. Die ausführenden, d. h. den Ausführungsgang umschließenden Zellen, unterscheiden sich von den gewöhnlichen Hypodermazellen durch ihre bedeutende Größe. Sie haben ein fast homogenes Protoplasma und einen großen, verzweigten gebogenen Kern. Zwischen beiden Zellen läßt sich eine deutliche Grenze sehen (Figg. 24, 26).

Das Verhältnis der Drüsenzellen zum Hypoderma läßt sich besonders gut an Längsschnitten der Raupen studieren, auf welchen man deutlich sehen kann, daß alle drei Zellen der Drüse zusammen eine an das Hypoderma sich anschmiegende Reihe bilden (Figg. 26, 23), die von vorn nach hinten gerichtet ist, wobei die sekretorische Zelle den Schluß der Reihe bildet. Die Zellen der Drüse sind also, aller Wahrscheinlichkeit nach, aus drei modifizierten Hypodermazellen entstanden, die allmählich nacheinander in die Tiefe versenkt wurden.

Beim Studieren von Querschnittsserien mehrerer Raupen habe

ich mich überzeugt, daß die Versonsche Drüse immer aus drei Zellen besteht, von denen zwei den Ausführungsgang umschließen, die dritte aber zur Bildung des Sekrets dient. Dies widerspricht den Angaben von E. Holmgren[1] und Nassonow[2], nach welchen die Versonsche Drüse aus zwei Zellen bestehen soll.

Die embryonale Entwicklung der Versonschen Drüsen habe ich nicht studiert. Im Anfang des ersten Lebensalters der Raupe von *Bombyx mori* besteht die Drüse nur aus zwei Zellen und ist ungefähr 0,02 mm groß. Die distale große, also die spätere sekretorische Zelle bildet manchmal Fortsätze und enthält einen großen verzweigten Kern (Fig. 16). Die andere (proximale) Zelle hat ebenfalls manchmal einen verzweigten Kern; sie legt sich nicht dicht der Cuticula an, sondern ist etwas in die Tiefe gesunken, wobei über dieser Zelle im Hypoderma ein heller Raum sich befindet, in welchem, obgleich undeutlich, der Ausführungsgang zu sehen ist. Die obere stark lichtbrechende Schicht der Cuticula sendet auf der entsprechenden Stelle einen kurzen Fortsatz nach innen, in welchem aber kein Lumen zu sehen ist (Figg. 16, 18). Wir haben also hier gleichsam einen verstopften Ausführungsgang vor uns. In einem Fall habe ich aber wirklich einen äußerst feinen, ziemlich langen und geschlängelten Ausführungsgang beobachtet. Der Bau desselben ist an der abgetrennten alten Cuticula, die ihn aus der Drüse herausgezogen hat, deutlich zu sehen; da bemerkt man, daß an seiner Bildung die beiden Cuticularschichten (d. h. die lichtbrechende Membran und die untere Schicht) teilnehmen; daraus kann man schließen, daß die Drüse und ihr Ausführungsgang noch vor dem Erscheinen der Cuticula der äußeren Haut beim Embryo sich bilden.

Schon im Anfang des ersten Lebensalters des Seidenwurmes werden vom Kern der Sekretzelle Chromatinkörnchen abgetrennt, die im Protoplasma sich zerstreuen (Fig. 17). Um jedes Körnchen herum bildet sich eine Vacuole und schließlich erscheint das Protoplasma der Sekretzelle durch und durch vacuolarisiert. In jeder Vacuole steckt ein Chromatinkörnchen von verschiedener Größe (Fig. 18). Was aus diesen Körnchen später wird, kann ich nicht mit Bestimmtheit sagen; bei späteren Häutungen einiger Raupen habe ich aber derartige Körnchen in den Vacuolen wieder beobachtet und dieselben auch im Ausführungsgang gefunden.

Zu gleicher Zeit mit der Vacuolisation der Sekretzelle habe ich

[1] l. c.

[2] Nassonow, Kursus der Entomologie. Teil I. 1901. (Russisch.)

in einigen Fällen gefunden, daß die dritte Zelle der Drüse von der Hypodermazelle sich abgetrennt (Fig. 18).

Bei der ersten Häutung erscheint das Protoplasma der Sekretzelle stark vacuolisiert und die Zelle selbst bedeutend vergrößert, indem sie bis 0,09 mm groß wird.

Bei der zweiten Häutung erreichen die Drüsen schon die Größe von 0,2—0,3 mm. Jetzt ist es schon ganz deutlich zu sehen, daß die Drüse aus drei Zellen besteht und einen verzweigten Ausführungsgang hat (Figg. 19, 20).

Der Kern der Sekretzelle behält bis zur Verpuppung eine besondere Form, die durch gerundete Vorsprünge des Protoplasmas bedingt wird (Figg. 19, 20, 22, 23). Bei der Verpuppung (bei der letzten Häutung der Raupe) verliert aber der Kern diese Form und entspricht der blattartigen Gestalt der Zelle.

Bei gelungener Konservierung[1] tritt in einigen Stellen eine charakteristische Struktur des Kerns klar hervor. Sie stellt, wie es schon von E. Holmgren[2] gezeigt worden ist, ein deutliches Lininnetz dar, auf dessen Fäden sich die Chromatinkörnchen lagern (Figg. 24, 25).

In verschiedenen Stadien sind die Vacuolen entweder vollständig durchsichtig, oder aber, sie enthalten — und zwar sehr oft — verschiedenen Inhalt. Bisweilen werden sie mit körnigem, sich stark färbenden Stoffe angefüllt, wie es bei der ersten Häutung in den Drüsen des achten oder neunten Abdominalsegments vorkommt. In andern Fällen sind einzelne chromatinähnliche Körnchen in einigen Vacuolen zu sehen. In den Drüsen des achten oder neunten Abdominalsegments sah ich bei der zweiten Häutung von *Bombyx mori* rundliche, in die Vacuolen eindringende Protoplasmavorsprünge. Ein solcher Vorsprung nimmt bisweilen fast die ganze Höhle der Vacuole ein und enthält seinerseits kleine Vacuolen (Fig. 21). Das Bild erinnert an die Lage des Malpighischen Körperchens in der Bowmanschen Kapsel. Sehr oft enthalten die Vacuolen noch farblose Körperchen von unregelmäßiger Form (Fig. 19).

Nach dem Abwerfen der alten Cuticula verkleinert sich die Sekretzelle merklich, wobei ihre Vacuolen verschwinden (Fig. 22). In solchem Zustande bleibt aber die Drüse nicht lange bestehen und die Vacuolisation fängt bald von neuem an, so daß man die Sekret-

---

[1] Bei der Fixierung mit Sublimat bildet sich oft an der Stelle des Kerns eine Höhlung und die Sekretzelle schwillt zu einer Blase an.

[2] l. c.

zelle zum Anfange des nächsten Lebensalters wieder im vacuolisierten Zustand findet.

Nach VERSONS Meinung fließt der Inhalt der Vacuolen in die Zentralhöhlung der Drüse und von dort durch den Ausführungsgang in den Raum zwischen der Cuticula und dem Hypoderma aus; auch soll sich die Zentralhöhle an der Stelle des ursprünglichen Kerns bilden. Sowohl die erste als auch die zweite Meinung sind aber nicht richtig. Die Sekretzelle hat immer den Kern. In einer der ausführenden Zellen verzweigt sich der Ausführungsgang in allerfeinste Röhrchen, aber es gelang mir nicht, eine Verbindung derselben mit den Vacuolen der Sekretzelle zu beobachten. E. HOLMGREN findet im Protoplasma der ruhenden Sekretzelle ein Netz von allerfeinsten Kanälchen, die mit dem Ausführungsgang in Verbindung stehen. Diese Kanälchen erweitern sich stellenweise, nach seinen Beobachtungen, in der tätigen Zelle und bilden Vacuolen, die ein schaumiges Aussehen der Sekretzelle bedingen. Es gelang mir nicht, HOLMGRENS intracelluläre Kanälchen in ruhender Sekretzelle der VERSONschen Drüse bei *Bombyx mori* zu finden, aber ich bin geneigt, dieses negative Resultat der ungenügenden Konservierung zuzuschreiben. Deutlich habe ich dieselben aber in VERSONschen Drüsen der Lipariden-Raupen gesehen.

Die Mündung des Ausführungsganges bleibt, nach meinen Beobachtungen, nach der Häutung entweder geöffnet, oder aber, sie wird durch eine besondere, braune, sehr harte Substanz verstopft. Diese Substanz ist offenbar ein Sekretionsprodukt der Drüse. Vor ihrem Verhärten muß diese Substanz von flüssiger Konsistenz sein; das zeigt uns die Form, in welcher sie im Mündungskanal erscheint (Figg. 23, 26). Außerdem trennen sich dabei die ausführenden Zellen von der Cuticula ab. Infolgedessen erscheint der cuticulare Ausführungsgang aus seinen Zellen herausgezogen. Da die weichen Cuticularwände des Ausführungsganges dabei zusammenfallen, so wird das Ausfließen des Sekrets nach außen dadurch verhindert (Figg. 22, 23), und zwar sogar in dem Falle, wo die Mündung der Drüse nicht verstopft ist.

Im Puppenstadium verschwinden die VERSONschen Drüsen gänzlich; ich habe wenigstens dieselben bei reifen Puppen von *E. lanestris* nicht gefunden.

Die VERSONschen Drüsen bei Lipariden-Raupen unterscheiden sich in vieler Hinsicht, nämlich nach ihrer Lage, ihrem Aussehen, ihrer Funktion und nach andern Eigenschaften von den soeben

beschriebenen Drüsen von *Bombyx mori*, obgleich der allgemeine Bautypus im wesentlichen der gleiche ist.

Ich habe nur drei Species von Lipariden-Raupen, nämlich *Ocneria monacha* und *dispar* sowie *Orgyia antiqua* studiert.

Während der vier ersten Häutungen funktionieren Drüsen, welche nach ihrer Lage mit einigen Exuvialdrüsen der Seidenraupe vollständig übereinstimmen. Es sind die unteren Drüsen des zweiten und dritten Thorakalsegments und die Drüsen des achten und neunten Abdominalsegments[1]. Aber alle diese Drüsen sind nur bei *Ocneria*-Raupen vertreten, während bei *Orgyia* die Drüsen der Thorakalsegmente fehlen. Bei der ersten Häutung von *Ocneria* habe ich auch die unteren Drüsen des ersten Thorakalsegments beobachtet, doch waren sie sehr klein.

Diese Drüsen bestehen ebenfalls nicht aus zwei, sondern aus drei Zellen und erleiden bei ihrer Funktion dieselben Veränderungen, wie diejenigen von *Bombyx mori*.

Sie haben aber feinere und längere Ausführungsgänge, die infolge dessen in den dieselben umschließenden Zellen geschlängelt erscheinen.

Nach der Häutung wird auch hier der Ausführungsgang durch die oben beschriebene braungefärbte Substanz verstopft, was besonders gut zu sehen ist, wenn er an der abgetrennten alten Cuticula hängen bleibt.

Die Vacuolen der secernierenden Zellen des achten und neunten Abdominalsegments sind bei den ersten drei Häutungen mit einem sich färbenden Stoffe angefüllt, bei der vierten Häutung sind sie aber durchsichtig. Die Vacuolen der Thorakaldrüsen habe ich bei allen vier Häutungen durchsichtig (d. h. sich nicht färbend) gefunden.

Bei der fünften Häutung, d. h. bei der Verpuppung, funktionieren die unteren Drüsen der Thorakalsegmente und die Drüsen des achten und neunten Abdominalsegments nicht und scheinen sogar zu fehlen. Bei dieser Häutung vergrößern sich aber stark die dorsalen Drüsen des zweiten und dritten Thorakal- und ersten bis siebenten Abdominalsegments.

Es ist merkwürdig, daß bei früheren Häutungen diese Drüsen sich gar nicht verändern. In den Thorakalsegmenten haben sie dieselbe Gestalt als ruhende VERSONsche Drüsen (Fig. 27). Die Drüse

---

[1] Die Drüsen der erwähnten Abdominalsegmente sind schon von Professor KULAGIN bemerkt worden (N. KOULAGIN, Structure des glandes cutanées chez les chenilles du ver à soie impair. Annales de l'Institut agronomique de Moscou. Année III. 1897).

besteht aus drei Zellen; zwei von denselben, die an dem Hypoderma liegen, umschließen einen Ausführungsgang, der auf der Oberfläche der Haut mündet. Dieser Ausführungsgang hat, wenn er an der abgetrennten Cuticula hängen bleibt, die Gestalt eines ziemlich langen und dünnen Röhrchens. Die dritte — die sezernierende — Zelle ist ziemlich groß, und die ganze Drüse erreicht im fünften Lebensalter 0,4 mm Länge.

Im ersten, zweiten, dritten, vierten und fünften Abdominalsegment von *Ocneria*-Raupen befinden sich ebenfalls paarige dorsale Drüsen, die teilweise schon von Prof. KULAGIN[1] beschrieben worden sind. Jedes der genannten Segmente ist mit einem Paar hügelartiger Erhebungen versehen, die zwischen großen haartragenden Rückenwarzen und hinter sehr kleinen haartragenden Wärzchen liegen. Diese Hügelchen sind gelblich gefärbt und mit bloßem Auge schwer zu bemerken. Manchmal fehlen sie auf einem oder mehreren Segmenten, besonders auf den zwei oder drei hintersten, oder aber sie sind auf einzelnen Segmenten nicht paarig, indem nur das linke oder rechte vorhanden ist. Auf den ersten zwei Abdominalsegmenten habe ich aber diese Hügelchen immer gefunden. Jedes Hügelchen hat eine sackförmige Vertiefung, in deren Boden der Ausführungsgang einer Drüse mündet. Aber auch in den Fällen, wo das Hügelchen selber fehlt, öffnet sich der Ausführungsgang der Drüse auf der betreffenden Stelle.

Auf dem sechsten und siebenten Abdominalsegment befinden sich in der Mittellinie zwei gelbliche, deutlich sichtbare Hügelchen, welche ebenfalls eine sackförmige Vertiefung tragen, in deren hinteren Wand Ausführungsgänge von zwei Drüsen münden.

Die Lage der dorsalen Drüsen der oben erwähnten Thorakal- und Abdominalsegmente ist also nicht ganz dieselbe, wie die Lage der entsprechenden dorsalen Drüsen bei der Seidenraupe. Sie liegen nämlich den Stigmen gegenüber und sind an der Mittellinie mehr genähert, indem ihre Ausführungsgänge im sechsten und siebenten Abdominalsegment sogar paarweise in den Vertiefungen der Hügelchen sich öffnen.

In den Thorakal- und den fünf ersten Abdominalsegmenten sind die Drüsen ziemlich klein und erreichen kaum 0,5 mm Größe, aber im sechsten und siebenten Abdominalsegment werden sie bis 1,5 mm groß.

Jede der abdominalen und thorakalen Drüsen besteht aus drei

[1] l. c.

Zellen, von denen zwei einen sehr feinen geschlängelten Ausführungsgang einschließen, der in der Vertiefung des Hügelchens nach außen mündet (Fig. 28).

Die sezernierende Zelle hat auch hier eine abgeplattete Form; die Form ihres Kerns entspricht zwar im allgemeinen der Form der Zelle, da aber das Protoplasma gegen den Kern Vorsprünge bildet, so bekommt der Kern eine Gestalt, die schon oben für die entsprechenden Kerne von *Bombyx mori* u. a. beschrieben ist (Fig. 27).

Es ist mir gelungen noch einige Details im Baue der Abdominaldrüsen aufzudecken. Im distalen Ende des Ausführungsganges sieht man eine ovale helle Figur, die ein eigentümlich verzweigtes System von feinsten Kanälchen enthält (Fig. 30). In den Drüsen des sechsten und siebenten Abdominalsegments ist diese Figur stark verlängert, indem die lateralen Zweige des zentralen Kanälchens verkürzt erscheinen (Fig. 31). Um diese Figur herum liegen wieder kapillare intracelluläre Kanälchen, die sich mit intracellulären Gängen der sezernierenden Zelle verbinden. In den oberflächlichen Teilen dieser Zelle ist zuweilen eine radiäre Streifung zu bemerken (Fig. 30).

Der Ausführungsgang dieser Drüsen ist immer offen und seine Zellen trennen sich nach der Häutung von der Cuticula nicht ab, wie es bei der Seidenraupe der Fall ist. Während der Häutung wird der Cuticularbelag des Ausführungsganges herausgezogen (Fig. 29) und die Sekretzelle zeigt keine Tätigkeit.

Die soeben beschriebenen Drüsen spielen wahrscheinlich eine besondere Rolle im Larvenleben, zumal diejenigen des sechsten und siebenten Abdominalsegments. Einige Autoren halten dieselben für Schutzorgane der Raupe.

Im ersten Lebensalter von *Ocneria*-Raupen sind die sackförmige Vertiefungen tragenden Hügelchen nicht vorhanden. Auf den entsprechenden Stellen befinden sich aber auch hier unter der Cuticula die charakteristischen Drüsen, die jedoch nur aus zwei Zellen bestehen. Die doppelten Drüsen des sechsten und siebenten Abdominalsegments sind ziemlich groß (0,13 mm) (Fig. 33), diejenigen der fünf ersten Abdominalsegmente (die paarigen Drüsen) sind viel kleiner. In der Proximalzelle liegt ein Ausführungsgang, der keine Cuticulaauskleidung hat und auf der Körperoberfläche nicht mündet.

Bei *Orgyia*-Raupen habe ich Versonsche Drüsen, die in sackförmigen Vertiefungen der Haut mündeten, gefunden. Sie liegen in den vier ersten Abdominalsegmenten, wie bei *Ocneria*-Raupen. Im fünften Abdominalsegment sind sie dicht aneinander gelagert. Im

sechsten und siebenten Abdominalsegment liegen sie noch dichter aneinander. Die Drüsen dieser letzteren Segmente sind schon von E. Holmgren[1] ausführlich beschrieben worden. Auf diesen beiden Segmenten bemerkt man von außen zwei lebhaft rote hügelförmige Erhebungen, die je eine Vertiefung tragen; diese Vertiefung hat noch zwei sekundäre Vertiefungen, in welche je ein Ausführungsgang der Drüsen mündet.

Jede der dorsalen Drüsen von *Orgyia*-Raupen besteht wieder aus drei Zellen (Fig. 34). Die proximale und die mittlere Zelle der Drüse enthält den geschlängelten Ausführungsgang. Die mittlere Zelle ist in den vorderen Abdominalsegmenten ziemlich lang, so daß die große sezernierende Zelle gleichsam auf einem Stielchen aufgehängt erscheint.

Im Protoplasma der Sekretzelle sind intracelluläre Kapillargänge deutlich zu sehen, die mit dem Ausführungsgange in Verbindung stehen.

Die dorsalen Drüsen scheinen im dritten Thorakalsegment von *Orgyia*-Raupen ebenfalls vorhanden zu sein.

Bei der Verpuppung von *Ocneria*-Raupen vergrößern sich die oben beschriebenen Dorsaldrüsen sehr stark, indem sie eine Größe von 2 mm und mehr erreichen. Diese Veränderung betrifft hauptsächlich die sezernierende Zelle, die breit und blattartig wird. Eine entsprechende Form bekommt auch der Kern dieser Zelle. Zwischen dem letzteren und der Oberfläche der Zelle liegt eine Reihe der großen Vacuolen (Fig. 32). Die Drüsen des sechsten und siebenten Abdominalsegments vergrößern sich verhältnismäßig sehr wenig und die Vacuolisation ist in ihnen nur wenig ausgedrückt.

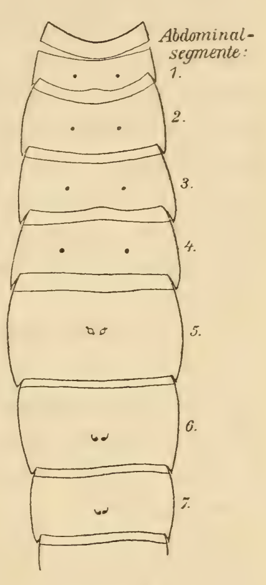
Bei der entsprechenden Häutung von *Orgyia* habe ich die Drüsen der ersten bis siebenten Abdominalsegmente im Zustand der Tätigkeit beobachtet. Die Intracellularkapillaren der Sekretzelle erweitern sich und bilden Vacuolen verschiedener Größe; zwischen den Vacuolen und der Oberfläche der Zelle bleibt eine nicht vacuolisierte Protoplasmaschicht.

Im Puppenstadium findet man nur noch Reste von Drüsen, in welchen der Kern der Sekretzelle von einer sich nicht färbenden dünnen Protoplasmaschicht umschlossen ist. Bei der Häutung der *Orgyia*-Puppen (also vor dem Ausschlüpfen des Schmetterlings) habe ich diese Drüsen nicht gefunden.

Auf der abgezogenen alten Cuticula der sich häutenden Puppe

[1] l. c.

von *Orgyia* kann man (das fünfte Abdominalsegment ausgenommen) von einem dunkelbraunen Stoffe verstopfte Öffnungen der VERSONschen Drüsen sehen. Diese Öffnungen sind noch von der Zeit der Verpuppung geblieben. Textfig. 4 zeigt die Verteilung dieser Öffnungen.



Textfig. 4.

Die den oben beschriebenen ähnlichen Drüsen sind von einigen Autoren bei andern Liparidenraupen gefunden worden. Bei den Raupen von *Porthesia* sind die mittelständigen Hügelchen auf dem sechsten und siebenten Abdominalsegmente vorhanden[1]. Bei der Raupe von *Dasychira pudibunda* befindet sich ein solches Hügelchen nur auf dem siebenten Abdominalsegment[2]. Bei Raupen von *Dasychira fascelina* fand E. HOLMGREN[3] auf dem sechsten und siebenten Abdominalsegment je zwei Hügelchen, die an den beiden Seiten der Mittellinie liegen; in einer sackförmigen Vertiefung jedes Hügelchens mündet der Ausführungsgang einer VERSONschen Drüse. Bei Raupen von *Leucoma salicis* befinden sich auf dem ersten und zweiten Abdominalsegment paarige stielartige Hügelchen mit sackförmigen Vertiefungen und den denselben entsprechenden Drüsen[4]; auf dem siebenten Abdominalsegment befindet sich eine doppelte sackförmige Drüse, auf dem sechsten aber (nach E. HOLMGREN) zwei Drüsen ohne sackförmige Vertiefungen.

Aller Wahrscheinlichkeit nach sind bei diesen Raupen auch in andern Segmenten dorsale Drüsen vorhanden, wie es bei den Raupen von *Ocneria* und *Orgyia* der Fall ist. Diese Drüsen spielen wahrscheinlich bei der letzten Häutung der Raupe eine Rolle und dienen offenbar als Exuvialdrüsen.

Bei einer Tineiden-Raupe habe ich ebenfalls VERSONsche Drüsen gefunden. Die oberen Drüsen sind hier ebenso verteilt, wie es von

[1] PASSERINI, Bull. Soc. Ent. Ital. Anno XIII. 1881.
[2] POULTON, Trans. Ent. Soc. Lond. 1886, 1887.
[3] l. c.
[4] KLEMENSIEWICZ, Verh. d. Zool. Bot. Ges. Wien. Bd. XXXII. 1883.

Verson für *Bombyx mori* beschrieben worden ist. Die unteren Thorakaldrüsen habe ich bei dieser Raupe nicht bemerkt. Da die Drüsen, der Größe des Räupchens entsprechend, sehr klein waren, so vermochte ich nicht, ihre Bestandteile näher zu erkennen. Aber ich zweifle nicht, daß dieselben wenigstens aus zwei Zellen, nämlich einer verhältnismäßig großen sekretorischen und einer kleineren ausführenden Zelle bestehen. Der äußerst feine Ausführungsgang ist an der abgetrennten alten Cuticula des sich häutenden Räupchens deutlich zu sehen. Die sekretorische Zelle hat ein schaumiges Aussehen, was bei der Verpuppung besonders ausgedrückt wird.

Bei der überwinternden und auch bei der sich häutenden Puppe habe ich solche Drüsen nicht gefunden.

B. Die Exuvialdrüsen bei den Larven von Tenebrio molitor.

Bei der Untersuchung der Häutungsprozesse dieser Larven habe ich zwischen den Hypodermazellen mehrere drüsige Zellen gefunden. Ihr Sekret fließt zweifellos in den Raum zwischen der alten und neuen Cuticula.

Im Anfang der Häutung unterscheiden sie sich nicht von andern Hypodermazellen. Sobald aber eine unbedeutende Cuticularschicht gebildet ist, gehen die drüsigen Zellen in einen tätigen Zustand über. Jetzt kann man sie durch ihre Größe und durch die schwache Färbbarkeit ihres Protoplasmas deutlich unterscheiden. Mit dem Fortschreiten des Häutungsprozesses wird das Protoplasma dieser Zellen vacuolarisiert (Fig. 35). Wenn die Cuticula eine bedeutende, fast definitive Dicke erreicht, ist das gesamte Protoplasma der drüsigen Zelle in ein weitmaschiges protoplasmatisches Netz verwandelt, dessen Räume mit Sekret gefüllt sind (Fig. 36). Nach der Häutung treten diese Drüsen in einen Ruhezustand und läßt sich ihre Verteilung nur durch ihre Ausführungsgänge bestimmen, da sie in diesem Zustand sich von gewöhnlichen Hypodermazellen nicht unterscheiden.

Der Kern der drüsigen Zelle ist entweder an die Seite oder an den Boden derselben herangerückt.

Mit der soeben beschriebenen sezernierenden Zelle ist wenigstens e i n e ausführende, d. h. einen Ausführungsgang einschließende Zelle verbunden. Diese letztere bildet einen durch die Cuticula nach außen führenden Fortsatz (Fig. 36 *Fs*), der von einer mehr oder weniger geräumigen Scheide (Figg. 39, 40 *Sch*) umgeben wird. Dieser Fortsatz erreicht nun entweder die äußere lichtbrechende Membran der

Cuticula, und dann ist er sehr fein, oder er kann mehr oder weniger verkürzt sein, und dann erscheint er dicker.

Die Ausführungsgänge der Drüsen kann man an der abgetrennten Cuticula leicht studieren, so lange die letztere noch nicht ganz zugrunde gegangen ist. Die ursprüngliche Gestalt dieser Ausführungsgänge ist die Form eines Härchens. Indem der hohle Stiel des Härchens durch den Hals einer Vertiefung der Cuticula nach außen kommt, ist die kugelförmige Basis dieses Härchens in dieser Vertiefung gelegen (Fig. 37); in die Höhle des Härchens öffnet sich ein feiner und ziemlich langer Kanal. Beim Untersuchen der Larvenhaut kann man verschiedene Größenstufen dieser Härchen bis zum kaum merkbaren Dörnchen (Fig. 38) und sogar bis zum vollständigen Verschwinden desselben (Fig. 39) verfolgen. Also bleibt schließlich nur der Kanal übrig, der auf der Oberfläche der Cuticula zu münden scheint; wenigstens habe ich vielmals drüsige Zellen am Grunde solcher einfachen, in der Regel sehr feinen Kanäle, also Ausführungsgängen, gefunden (Fig. 36). Es gibt aber auch andre viel kompliziertere Veränderungen der soeben beschriebenen Härchen und also auch kompliziertere Formen der Ausführungsgänge. Die kugelförmige Basis des Härchens vertieft sich nämlich mehr in die Cuticula hinein; der Härchenstiel wird in ein kurzes und sehr feines Röhrchen (Fig. 40 *St*) verwandelt, das die Basis des reduzierten Härchens mit dem sehr schmalen Halse (Fig. 40 *Hs*) der Vertiefung verbindet; an der Basis des reduzierten Härchenstieles (d. h. des Röhrchen *St*) ist nun der eigentliche Ausführungsgang *k* befestigt. Also setzt sich hier der ausführende Weg für das Drüsensekret aus dem eigentlichen Ausführungsgang, aus dem reduzierten Härchenstiel und aus dem Halse der Vertiefung zusammen. Infolge des Zusammenwachsens des reduzierten Härchenstieles mit dem Halse der Vertiefung sondert sich der breite Teil *Bt* der Vertiefung ab und scheint allseitig geschlossen zu werden. Dann liegt die abgeschnürte Vertiefung entweder dicht an der Oberfläche der Cuticula, oder auf einer gewissen Tiefe innerhalb derselben und ist verschieden groß; unter dieser Vertiefung liegt ein Kanal — die den Fortsatz der ausführenden Zelle umgebende Scheide, die von der Vertiefung durch eine Cuticularmembran abgetrennt wird. Der eigentliche Ausführungsgang erscheint als ein sehr feines und ziemlich langes Röhrchen, dessen Lumen manchmal so eng ist, daß es sich sogar bei starken Vergrößerungen fast dem Auge entzieht. In seinem äußersten Teil schwillt der eigentliche Ausführungsgang ein wenig an. Die bei der Häutung

herausgezogenen Ausführungsgänge, — die veränderten und unveränderten Teile der Härchen ausgenommen, also die eigentlichen Ausführungsgänge, färben sich stark mit Hämatoxylin und Hämalaun (das hängt, scheint mir, hier von der Anwesenheit der »plasmatischen« Schicht ab) und werden von Kalilauge aufgelöst.

Wenn der unter der äußeren stark lichtbrechenden Membran und der pigmentierten Schicht liegende Teil der Cuticula, wie wir wissen, später zugrunde geht, bleiben die Ausführungsgänge unversehrt und erhalten sich infolgedessen als Anhänge an dem nachgebliebenen Teil der Cuticula (Fig. 36). Man bespüle die soeben abgeworfene Cuticula der Larve mit Wasser, entfalte sie und schließe sie in Glyzerin mit Essigsäure ein: dann treten zahlreiche auf der Innenseite der Cuticula zerstreute einfache und komplizierte Ausführungsgänge der Exuvialdrüsen deutlich zutage. Unter denselben befinden sich Kanäle, welche an den Basen der Härchen befestigt sind.

Bei der sich häutenden Puppe von *Tenebrio molitor* fand ich keine Drüsen zwischen den Hypodermazellen. In der neuen Cuticula (d. h. in der Cuticula des Käfers) kommen zuweilen den komplizierten Ausführungsgängen ähnliche Bildungen vor. Solche Bildungen habe ich auch in der Cuticula von Chrysomeliden- und Nematidenlarven gefunden. Da diese Bildungen in letztgenannten Fällen in keiner Beziehung zu Hautdrüsen stehen, so halte ich für wahrscheinlich, daß dieselben hier Sinnesorgane vorstellen (vgl. die Arbeit von Gräfin v. LINDEN, — siehe weiter unten).

In der Cuticula von *Tenebrio molitor* im Käferzustande sind sehr oft Härchen zu finden, die sich in kolbenförmigen Vertiefungen lagern. Der Härchenstiel geht durch den Hals der Vertiefung hindurch und ist seitwärts gebogen (Fig. 41), so daß das Härchen sich über den Rand der schüsselförmigen Grube, in deren Mitte dasselbe nach außen kommt, nicht erhebt. Diese Härchen entsprechen wahrscheinlich den bei Puppen einiger Schmetterlinge von Gräfin v. LINDEN[1] beschriebenen Sinneshärchen. Also scheinen die Exuvialdrüsen der Larve und die Härchen des Käfers von *Tenebrio molitor* einander homolog zu sein.

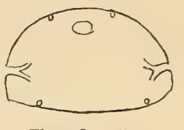
C. Die Exuvialdrüsen bei Chrysomeliden- und Coccinellidenlarven.

Es standen mir mehrere nicht näher determinierte Species, sowie Larven von *Chilocorus renipustulatus* zur Verfügung.

Die Lage der Exuvialdrüsen ist bei diesen Larven dieselbe, wie

[1] Gräfin v. LINDEN, Verhandl. Deutsch. Zool. Ges. 12. Jahresversamml. 1902.

die Lage der VERSONschen Drüsen bei verschiedenen Raupen. Die dorsalen Drüsen (Textfig. 5) befinden sich in jedem Körpersegmente beiderseits neben der Mittellinie, fast gegenüber den Stigmen oder den den Stigmen entsprechenden Stellen. Die ventralen Drüsen lagern sich ebenfalls in jedem Körpersegmente, mit Ausnahme des letzteren (neunten), der Stigmen beraubten Abdominalsegments, unterhalb der Stigmen; in den Thorakalsegmenten liegen dieselben nach außen von den Füßen.



Textfig. 5.

Bei der Larve von *Chilocorus renipustulatus* und bei einer nicht determinierten Chrysomeliden-Larve ist an den betreffenden Stellen je eine Drüse gelagert; bei einer *Coccinella*-Larve und einer andern Chrysomeliden-Larve aber befindet sich anstatt einer dorsalen Drüse eine Gruppe von Drüsen, deren Anzahl die Ziffer sechs erreichen kann, wie es im dritten Thorakalsegmente der *Coccinella*-Larve der Fall ist; die Anzahl der Drüsen in diesen Gruppen vermindert sich von hier ab nach vorn und nach hinten.

Außer den Exuvialdrüsen des Rumpfes fand ich solche bei der ersten Häutung einer Chrysomeliden-Larve auch im Kopf. Sie sind an der Rückenseite zu drei Paaren hintereinander gelagert.

Im ersten Thorakalsegmente (in seiner oberen Hälfte und an der vorderen Grenze) befinden sich ebenfalls acht Drüsen, die ich in demselben Stadium beobachtet habe.

Bei der letzten Häutung (d. h. bei der Verpuppung) der *Coccinella*-Larve aber habe ich überhaupt keine typischen dorsalen Drüsen im ersten Thorakalsegmente gefunden.

Die sezernierenden Zellen der Drüsen ragen über die Reihe der Hypodermazellen hinaus in die Leibeshöhle hinein (Figg. 46, 47). Sie erreichen bei der Verpuppung eine Größe von 0,13 mm.

Bei Chrysomeliden-Larven enthält oft das Protoplasma der Sekretzelle nur einige ziemlich große Vacuolen (Figg. 47, 42), oder aber es sammelt sich das Sekret am proximalen Ende der Zelle (Fig. 44). Bisweilen wird auch das gesamte Protoplasma der Sekretzelle vacuolarisiert (Fig. 43) oder bleibt nur der periphere Teil derselben homogen. Nach der Häutung verkleinern sich in der Regel die Vacuolen, ich habe aber einige Drüsen im ersten Lebensalter stets im Zustand der Tätigkeit gefunden (Figg. 42, 43).

Bei den sich häutenden Coccinelliden-Larven ist das Protoplasma der Sekretzelle ganz schaumig (Fig. 46). Nach der Häutung verkleinern sich die Vacuolen sehr stark.

Oben und seitwärts legt sich an die Sekretzelle eine andre, von den Hypodermazellen abgetrennte Zelle an (Figg. 45, 46, 47), die einen Ausführungsgang einschließt, der sich auf der Oberfläche der neuen Cuticula öffnet. Er bleibt bei den Chrysomeliden-Larven immer geöffnet.

Bei den sich häutenden Puppen von *Chilocorus renipustulatus* und *Lina populi* habe ich keine Exuvialdrüsen gefunden.

D. Die Exuvialdrüsen bei Tenthredinidenlarven.

Aus dieser Familie habe ich etwas vollständiger nur die Exuvialdrüsen einer nicht näher bestimmten Nematiden-Larve untersucht. Ich muß aber bemerken, daß ich ähnliche Drüsen auch bei den Larven von *Nematus* und *Cimbex* gefunden habe.

Die typische Lage der Drüsen in den Körpersegmenten ist die folgende (Textfig. 6): die oberen Drüsen (zwei Paare) liegen symmetrisch beiderseits der Mittellinie, fast gegenüber den Stigmen oder den denselben entsprechenden Stellen; das eine Paar ist der Mittellinie mehr genähert, als das andre. Die unteren Drüsen (ein Paar) befinden sich nach außen von den Thorakal-, beziehungsweise nach vorn von den Abdominalfüßen.



Textfig. 6.

In einer entsprechenden Weise sind auch Drüsen im hinteren Teile des Kopfes verteilt. Auch im vorderen Teil des Kopfes sind Drüsen, obgleich in geringerer Anzahl, vorhanden.

Im ersten und zweiten Thorakalsegment findet man noch Drüsen an der Bauchseite zwischen den Füßen; außerdem liegen im zweiten Thorakalsegment an der Stelle der beiden mittleren oberen Drüsen zwei Drüsenpaare.

Im letzten, der Stigmen entbehrenden, Körpersegment fehlt ein Paar der oberen Drüsen.

Die sezernierende Zelle kann mehr oder weniger in die Leibeshöhle hineinragen, oder aber sie bleibt im Niveau der Hypodermazellen liegen. Ihr Protoplasma stellt ein zartes Schaumwerk (Fig. 48) dar.

Um die ziemlich große sezernierende Zelle herum liegen einige, durch dieselbe etwas zusammengedrückte Hypodermazellen, von denen eine etwas größer ist, als die übrigen und eine sichelartige Gestalt hat. Indem die große sezernierende Zelle in die Leibeshöhle hineinragt, wird sie von dieser sichelförmigen Zelle begleitet. Ein anderes Verhalten der Hypodermazellen finden wir im ersten und zweiten Thorakalsegment, wo die obengenannten sich zwischen den Füßen

befindenden Exuvialdrüsen von besonderen in die Leibeshöhle hineinragenden Gruppen der Hypodermazellen umgeben werden.

Die sichelförmige Zelle ist zweifellos die zweite Zelle der Drüse und schließt einen Ausführungsgang ein. Der letztere öffnet sich auf der Oberfläche der neuen Cuticula der sich häutenden Larve.

Nach der Häutung erscheint das Protoplasma der sezernierenden Zelle fast homogen und zeigt höchstens eine leichte Spur eines schaumigen Baues (Fig. 49). Der Ausführungsgang wird verstopft (Figg. 49, 50), was durch die Verdickung seiner Wände bedingt zu sein scheint.

Zwischen den Häutungen bekommt das Protoplasma der Sekretzelle von neuem einen schaumigen Bau. In dieser Hinsicht sind die soeben beschriebenen Drüsen den VERSONschen Drüsen der Raupen von *Bombyx mori* mehr oder weniger ähnlich.

Ich habe keine Gelegenheit gehabt, die Verpuppung der Afterraupen zu beobachten. Es würde sehr interessant sein, diesen Vorgang zu studieren, da hier in der Regel die exuviale Natur der Drüsen am besten ausgedrückt ist.

Die Häutung der Puppe habe ich ebenfalls nicht beobachtet und kann also nicht sagen, ob dabei Exuvialdrüsen vorhanden sind oder nicht.

E. Die Exuvialdrüsen einer Chrysopalarve.

Darüber kann ich nicht viel mitteilen.

Im zweiten und dritten Thorakalsegment beobachtete ich ebenso gelagerte Exuvialdrüsen, wie die oberen Drüsen bei der Nematiden-Larve. Im ersten Thorakalsegment sowie im 1., 2., 3. und 4. Abdominalsegmente fehlt je ein Paar der seitlich gelegenen Drüsen und es bleibt also nur ein Paar näher zur Mittellinie des Rückens gelagerter Drüsen. Im dritten Abdominalsegmente befindet sich noch ein Paar der Drüsen unterhalb der Stigmen. Die Lage der Drüsen in den übrigen Segmenten habe ich nicht studiert, da mir nur ein Exemplar der *Chrysopa*-Larve in der vorletzten Häutung zur Verfügung stand.

Die Drüsen ragen etwas in die Leibeshöhle hinein. Das Protoplasma der Sekretzelle wird bei der Häutung stark vacuolisiert. Zwischen den Häutungen zeigen die Drüsen keinen Unterschied von den übrigen Hypodermiszellen.

Die Exuvialdrüsen der genannten Larve scheinen zweizellige Bildungen zu sein.

Bei der sich häutenden Puppe habe ich keine Exuvialdrüsen beobachtet.

St. Petersburg, im Oktober 1903.

Nachtrag.

Schon nach dem Absenden meiner Arbeit habe ich von Herrn Prof. NASSONOW seinen die Frage über den Bau und die Entwicklung der VERSONschen Drüsen behandelnden Aufsatz[1] erhalten, in welchem ich einige meiner noch früher publizierten Mitteilungen[2] bestätigt finde, — nämlich die Angabe, daß die VERSONschen Drüsen der Makrolepidopteren aus drei Zellen bestehen und daß der Ausführungsgang derselben nach dem Abschluß ihrer Tätigkeit mit bräunlicher Substanz verstopft wird (obgleich NASSONOW einen Verschluß des Ganges durch das gleichzeitige Wachsen der Cuticula annimmt). Außerdem hat NASSONOW die VERSONschen Drüsen auch bei Mikrolepidopteren (*Hyponomeuta evonymella*) gefunden, woselbst sie ebenfalls aus drei Zellen bestehen sollen. Weiter hat NASSONOW die Entwicklung der in Frage stehenden Drüsen bei *Bombyx mori* untersucht und direkt die Entstehung derselben aus dem Hautepithel nachgewiesen.

Was die Morphologie der Häutungsdrüsen im allgemeinen anlangt, so haben dieselben unzweifelhaft überall einen epithelialen Ursprung und bestehen immer aus zwei oder drei Zellen, von denen die eine (die am tiefsten liegende) eine Sekretzelle ist, die übrigen aber den Ausführungsgang umschließen. Die Drüsen von *Tenebrio*-Larven ausgenommen, besitzen dieselben überall eine ähnliche segmentale Verteilung und können also sämtlich dem Typus der VERSONschen Drüsen zugezählt werden, was NASSONOW für die lateralen sackförmigen Drüsen von *Lina populi* auch tut, obgleich gewisse Formen der oben beschriebenen Drüsen zweifellos nur aus zwei Zellen bestehen. Die Häutungsdrüsen der *Tenebrio*-Larve gehören aber nach ihrem Bau und ihrer Verteilung zu einem besonderen Typus, der auf eine morphologische Veränderung der Härchen zurückzuführen ist.

St. Petersburg, den 27. Januar 1904.

---

[1] N. NASSONOW, Zur Morphologie der VERSONschen und STEINschen Drüsen der Insekten. Warschau 1903. (Separatabdruck, russisch.)

[2] W. PLOTNIKOW, Über die Häutung der Insekten. Tagebuch der XI. Versammlung russischer Naturforscher und Ärzte in St. Petersburg. 1901. (Russisch.)

Erklärung der Abbildungen.

Erklärung der Buchstaben:

a, das Hypoderma;
b, *b'*, die alte und die neue Cuticula;
c, die »plasmatische« Schicht;
d, die Basalmembran;
e, die äußere lichtbrechende Membran der Cuticula;
f, die Fortsätze der Hypodermazellen;
h, das Rückengefäß.
n, der Kern der sezernierenden Zelle;
o, die Vacuolarschicht;
p, die pigmentierte Cuticula;
s, die sezernierende Zelle (Sekretzelle);
t, *t'*, die den Ausführungsgang einschließenden Zellen; *t*, die zuerst entstehende, *t'*, die später an *t* sich anschließende Zelle.

Tafel XXI.

Fig. 1. Ein Stück Haut vom Rücken der Raupe von *Ocneria dispar* bei der vierten Häutung.

Fig. 2. Ein Stück Haut vom Rücken der Raupe von *Ocneria monacha* beim Anfang der vierten Häutung.

Fig. 3. Querschnitt einer Trachee des letzten Körpersegments bei der vierten Häutung von *Ocneria dispar*.

Fig. 4. Ein Stück Haut von einer sich verpuppenden Raupe von *Orgyia antiqua*. Die alte Cuticula ist nicht abgebildet.

Fig. 5. Ein Stück Haut bei der Häutung der Puppe von *Orgyia antiqua*. Die alte Cuticula ist nicht abgebildet.

Fig. 6. Kristalle oxalsauren Kalks zwischen den beiden Cuticulae bei der zweiten Häutung von *Bombyx mori*.

Fig. 7. Ein Stück Haut vom Rücken der Raupe bei der vierten Häutung von *Bombyx mori*. Die alte Cuticula ist weggelassen.

Fig. 8. Ein Stück Haut vom Rücken der Raupe von *Bombyx mori* im vierten Lebensalter.

Fig. 9. Ein Stück der abgetrennten Cuticula vom Rücken der Raupe von *Smerinthus populi* (vierte Häutung).

Fig. 10. Ein Stück Haut von einer Syrphiden-Larve.

Fig. 11. Ein Stück Haut einer sich häutenden Larve von *Tenebrio molitor*. Die alte Cuticula ist weggelassen. Die Häutung ist bald zu Ende.

Fig. 12. Ein Stück Haut vom Rücken beim Anfange der Verpuppung einer Larve von *Tenebrio molitor*.

Fig. 13. Ein Stück Haut bei der Verpuppung von *Smerinthus populi*. Die alte Cuticula ist weggelassen.

Fig. 14. Ein Stück Cuticula an der Grenze der Segmente bei einer Puppe von *Papilio podalirius*.

Fig. 15. Dasselbe bei einer Larve von *Tenebrio molitor*.

Fig. 16—25. *Bombyx mori*.

Fig. 16, 17, 18. Die Versonsche Drüse im ersten Lebensalter in verschiedenen Stadien ihrer Tätigkeit.

Fig. 19. Die Versonsche Drüse des mittleren Abdominalsegments bei der zweiten Häutung.

Fig. 20. Dieselbe des achten oder neunten Abdominalsegments bei der zweiten Häutung.

Fig. 21. Ein Stück Sekretzelle derselben.

Fig. 22. Die VERSONsche Drüse eines der vorderen Abdominalsegmente nach der dritten Häutung.

Fig. 23. Die VERSONsche Drüse eines der vorderen Abdominalsegmente im vierten Lebensalter. Nur ein Teil der Sekretzelle ist abgebildet.

Fig. 24. Die VERSONsche Drüse eines der vorderen Abdominalsegmente bei der vierten Häutung. Nur ein Teil der Sekretzelle ist abgebildet. Die alte Cuticula ist weggelassen.

Fig. 25. Ein Teil der Sekretzelle der VERSONschen Drüse bei der Verpuppung.

Fig. 26. Die VERSONsche Drüse bei der vierten Häutung von *Smerinthus populi.*

Tafel XXII.

Fig. 27. Die VERSONsche Drüse des zweiten Thorakalsegments einer Raupe von *Ocneria monacha* im fünften Lebensalter.

Fig. 28. Die VERSONsche Drüse mit der sackförmigen Vertiefung der Haut in einem der vorderen Abdominalsegmente einer Raupe von *Ocneria monacha* im vierten Lebensalter.

Fig. 29. Dieselbe bei der vierten Häutung.

Fig. 30. Ein Teil der Fig. 28, stärker vergrößert.

Fig. 31. Ein entsprechender Teil der VERSONschen Drüse des sechsten oder siebenten Abdominalsegments.

Fig. 32. Die VERSONsche Drüse des dritten Thorakalsegments bei der fünften Häutung (Verpuppung) von *Ocneria dispar.*

Fig. 33. Die VERSONschen Drüsen (die zukünftige doppelte sackförmige Drüse) des sechsten Abdominalsegments im Anfange des ersten Lebensalters von *Ocneria monacha.*

Fig. 34. Die VERSONsche Drüse mit der sackförmigen Vertiefung eines der vorderen Abdominalsegmente einer Raupe von *Orgyia antiqua* im fünften (letzten) Lebensalter.

Fig. 35. Ein Stück Haut von einer sich verpuppenden Larve von *Tenebrio molitor.*

Fig. 36. Ein Stück Haut von einer Larve von *Tenebrio molitor* in einem etwas späteren Stadium als in der Fig. 35.

Fig. 37, 38, 39, 40. Härchen, einfacher und komplizierter Ausführungsgang an der abgetrennten Cuticula einer Larve von *Tenebrio molitor.*

Fig. 41. Das Härchen in der neuen Cuticula des Käfers von *Tenebrio molitor* (schematisch).

Fig. 42, 43. Die Exuvialdrüsen einer Chrysomeliden-Larve im ersten Lebensalter.

Fig. 44. Eine Exuvialdrüse einer Chrysomeliden-Larve bei der Verpuppung.

Fig. 45. Dieselbe vor der Verpuppung.

Fig. 46. Eine Exuvialdrüse der sich verpuppenden *Coccinella*-Larve.

Fig. 47. Eine Exuvialdrüse der sich verpuppenden Chrysomeliden-Larve; beiderseits derselben sieht man zwei sezernierende Zellen der benachbarten Drüsen.

Fig. 48. Eine Exuvialdrüse der sich häutenden Nematiden-Larve.

Fig. 49. Dieselbe nach der Häutung.

Fig. 50. Ein verstopfter Ausführungsgang in der alten Cuticula.

Zur Anatomie der Amphilina foliacea (Rud.).

Von

Dr. Ludwig Cohn,

Assistent am Zoologischen Institut in Greifswald.

Mit Tafel XXIII und einer Figur im Text.

Im Verlauf meiner Untersuchungen über Plathelminthen war es mir von einem speziellen Gesichtspunkt aus von Interesse, über *Amphilina foliacea* und ihren anatomischen Bau Genaueres zu erfahren, als die älteren vorliegenden Arbeiten boten, deren Nachprüfung in mehr als einer Hinsicht zweckmäßig erschien. Da sonst kein Material zu beschaffen war, wandte ich mich an Herrn Professor SCHIMKEWITSCH-Petersburg, der denn auch die große Güte hatte, mir einige Exemplare aus der Sammlung des Zootomischen Instituts zu überlassen. Die Untersuchung derselben gibt mir Anlaß, in mehreren zum Teil recht wichtigen Punkten von der bisherigen Darstellung, die ja hauptsächlich auf der verdienstlichen Arbeit von SALENSKY[1] beruht, abzuweichen.

Die mir vorliegenden Exemplare sind bis 26 mm lang bei 19 mm Breite. Bei dem einen sind die Ränder allseitig nach der Bauchfläche zu eingekrümmt, deren wabenförmiger Bau sehr distinkt ausgesprochen ist. Die »Saugnapföffnung« am spitzer auslaufenden Körperende zeigt sich als sehr kleine, rundliche Einsenkung. Die Tiere waren ganz ausgewachsen, wie nicht nur die Größe, sondern auch der mit Eiern gut gefüllte Uterus zeigt. Meine Resultate sind daher nur mit denen SALENSKYS an erwachsenen Individuen vergleichbar.

Bei diesen unterscheidet er im »Hautmuskelschlauch« vier Schichten, von denen die Cuticularschicht die äußerste sei und in Form einer allerfeinsten Membran vorkomme. »Die Existenz der

[1] W. SALENSKY, Über den Bau und die Entwicklungsgeschichte der Amphilina. Diese Zeitschr. Bd. XXIV. 1874.

Cuticula kann man nur daraus ersehen, daß die darunter liegende Hautschicht nach außen mit einer feinen Kontur abgegrenzt ist« (S. 299—300). GRIMM hingegen[1] hat keine, von der zunächst folgenden differente äußerste Schicht gefunden. Daß nicht etwa in beiden Fällen eine echte Cuticula von meßbarer Dicke verloren gegangen ist, dafür spricht, daß beide Autoren lebendes Material besaßen. Das meine nun ist im übrigen so gut, selbst für feine histologische Strukturen, wie die Abgrenzung der einzelnen Epithelzellen, erhalten, daß keine absolute Abstoßung der Cuticula anzunehmen ist, — und doch finde ich, selbst auf feinsten Schnitten, keine Spur einer solchen. Das Fehlen derselben ist auch bei Berücksichtigung des vollkommen geschützten Aufenthaltes der *Amphilina* in der Bauchhöhle verständlich, da das Tier hier nicht, wie andre Plathelminthen, dem Einflusse zerstörender Körperflüssigkeiten, wie Darminhalt oder Galle, ausgesetzt ist. Die alleräußerste Hautschicht zeigt zwar einen Streifen von etwas differentem Aussehen, was sich immerhin aus der Berührung mit der Umgebung erklären wird, — eine Cuticula ist aber nicht vorhanden.

Als äußerste Schicht müssen wir also SALENSKYS »Hautschicht« annehmen, deren direkten Übergang in die darunter liegende »Körnerschicht« der Autor selbst angibt, wenn er auch beide durch die dazwischenliegende Körpermuskulatur getrennt sein läßt. Da er in der Hautschicht Kerne fand, nimmt er die ursprünglich zellige Struktur derselben an, und zwar ganz mit Recht. Sie ist von der Körnerschicht überhaupt nicht zu trennen. An den Stellen, wo sie zur Bildung der Leisten an der Bauchfläche eine größere Dicke erreicht, tritt die »Körnerschicht«, wie meine Fig. 2 zeigt, durch die Muskulatur hindurch in die Hautschicht hinein. Von der »Körnerschicht« allerdings hatte SALENSKY eine irrige Vorstellung. »Das Protoplasma stellt eine dickflüssige Masse dar, die sich um die Kerne nie in Zellen absondert. Die ganze Körnerschicht stellt also ein Gewebe dar, das aus zusammengeflossenen Zellen besteht und die Kerne als Reste der früher gesonderten Zellen enthält« (S. 301). Die Zellen sind nicht zusammengeflossen. BRAUN[2] verglich die Körnerschicht bereits mit der Subcuticularschicht der Cestoden; es läßt sich denn auch ihre Zusammensetzung aus distinkten Zellen nachweisen. Die äußerste »Hautschicht« hingegen ist ein Derivat dieser Schicht und

[1] O. GRIMM, Zur Anatomie der Binnenwürmer. Diese Zeitschr. XXII. 1872.

[2] M. BRAUN, Klassen und Ordnungen des Thierreichs. BRONN. Vermes. Bd. I. 6. S. 1154.

bildet allerdings eine homogen gekörnelte Masse, in welcher nur noch vereinzelte Kerne (abgesehen von den erwähnten Einbruchsstellen des Epithels) auf den früher zelligen Charakter hinweisen.

Die Dicke der Hautschicht ist auf der Bauchfläche bedeutender, als auf dem Rücken, indem sie sich auf der Bauchseite in zwei zueinander senkrechten Richtungen leistenförmig verdickt, so daß die netzförmigen Vertiefungen entstehen. An der Bildung der Leisten partizipiert hauptsächlich die äußere, homogene Hautlage (Fig. 2, doch bricht das Epithel gerade an diesen Stellen mit seinen Zellhaufen durch die Längsmuskulatur in die äußerste Lage ein.

Außerhalb und inmitten der Zellschicht befindet sich der recht starke, wenn auch relativ zum bedeutenden Durchmesser der *Amphilina* nicht sehr entwickelte Hautmuskelschlauch, in dessen Darstellung ich von Salensky abweichen muß. Unter den Muskelgruppen sind hier drei Richtungen zu unterscheiden. Zu äußerst, an der Grenze beider Hautschichten verlaufend, liegt die Längsmuskulatur. Sie bildet keinen geschlossenen Schlauch, wie bei den Trematoden und Cestoden, sondern besteht aus oft recht weit getrennt verlaufenden, starken Muskelbündeln. Nach innen zu folgt auf sie eine Schicht schief zur Längsachse verlaufender, diagonal sich kreuzender Muskelbündel, der Diagonalmuskeln, wie wir sie bei den Trematoden und bei einigen Cestoden kennen; zu innerst folgen dann in geringen, aber unregelmäßigen Abständen starke Ringmuskelbündel in einer Lage und in etwa gleicher Höhe. Sie liegen meist direkt an der inneren Grenze der Zellschicht und haben meist langgestreckten Querschnitt, dessen längere Achse senkrecht zur Körperoberfläche steht.

Salensky kennt nun diese Ringmuskelschicht nicht; er unterscheidet nur zwei Muskellagen, die Längs- und die Diagonalmuskulatur (die letztere bezeichnet er zwar als »Quermuskelfasern«, doch ist es klar, daß er die diagonalen meint; abgesehen von seiner Abbildung folgt das aus seiner Angabe, daß die »Quermuskelfasern« erstens direkt auf die Längsmuskeln folgen, und zweitens sich untereinander kreuzen, während sie »in verschiedener Richtung schief und doch parallel der Längsebene des Tieres« verlaufen). Gesehen hat er die Ringmuskeln wohl, — aber falsch gedeutet; was er als »Drüsenschicht«, die von ihm angegebene dritte und innerste Lage der Hautschicht, beschreibt, besteht eben aus diesen Muskeln. Eine Drüsenschicht ist bei der erwachsenen *Amphilina* nicht vorhanden. Es wäre ja nun möglich, anzunehmen, daß Salensky sie bei jüngeren

Exemplaren gesehen habe: dagegen aber spricht, neben dem Übersehen der sehr kräftigen Muskelbündel, die Angabe über die Gestalt der Drüsen und daß sie »immer in derselben Ebene unter der Körnerschicht ihren Platz einnehmen«; beides trifft für die übersehenen Ringmuskeln zu, und selbst was SALENSKY über die mutmaßlichen Ausführungsgänge der Drüsen sagt, läßt sich mit dem weiter unten erwähnten Verhalten der Ringmuskeln vereinbaren. Die Bündel bestehen aus dichtstehenden, feinen Fasern, so daß man SALENSKYS Angabe, die Drüsen beständen aus einer sehr feinen Hülle nebst feinkörnigem Inhalt, wohl verstehen kann. Die »Hülle« existiert natürlich als solche nicht und ist die parenchymatöse Umrandung, — sie soll auch am gefärbten Präparat »kaum wahrnehmbar« sein. Außerdem sah SALENSKY in den einzelnen Drüsen auch einen Kern, doch ist dieser nach der Beschreibung »den andern Kernen des Hautmuskelschlauches vollkommen ähnlich«. Die Drüsenkerne der Plathelminthen unterscheiden sich aber von andern Kernen, wie ich an dem verschiedensten Material feststellen konnte, immer von einfachen Gewebszellkernen, — was er sah, waren eben einfache Kerne der Subcuticularzellen. Die Ringmuskelbündel sind ja öfters gespalten, so daß Kerne benachbarter Zellen durchscheinen können. Auf die »Ausführungsgänge der Drüsen« gehe ich später ein.

Außer den genannten drei Schichten des Hautmuskelschlauches, die den drei Schichten in der Haut der Trematoden homolog, wenn auch anders zueinander geordnet sind, finden sich noch Muskeln, welche speziell der äußeren, homogen umgewandelten Hautschicht angehören. SALENSKY hat sie hier schon gesehen und zum Teil abgebildet; seine Beschreibung stimmt aber nicht. »Die Fasern . . . ziehen in verschiedenen Richtungen durch das Innere der Schicht und erscheinen selbst bei stärkerer Vergrößerung nur als feinste Fibrillen, an denen keine Struktur zu unterscheiden ist.« Einen Teil derselben deutet er sehr richtig als die nach der Körperfläche zu ausstrahlenden, sich in einzelne Fibrillen feinsten Kalibers auflösenden Enden der dorsoventralen Parenchymmuskeln; im übrigen will er sie zurückführen auf »die Zellen der peripheren Lage, deren Kerne in der Schicht noch existieren und deren Protoplasma wahrscheinlich die bedeutendste Rolle bei der Bildung der Fasern spielt«. BRAUN präzisiert diese Ableitung durch den Ausdruck Protoplasmastrukturen, indem er auch darauf hinweist, daß SALENSKY diese, den Ausläufern der Parenchymmuskeln nicht gleichwertigen Fasern viel blasser zeichnet. Doch auch diese Fasern sind echte Muskeln, und

zu der blasseren Zeichnung SALENSKYS lag eigentlich kein Grund vor, da sie nicht nur ebenso stark, sondern häufig noch viel stärker, als die Ausläufer der Parenchymmuskeln sind. Zum Teil lassen sie sich direkt auf die Züge der Hauptmuskulatur der Haut zurückführen. Es verlaufen nämlich in der äußersten, homogen erscheinenden Hautschicht: 1) Längsmuskelfasern, doch nicht kontinuierlich den Körper durchziehende, sondern kürzere Fasern, welche bald innerhalb eines der Leistenhügel (Fig. 2) ausgespannt sind, bald um die Grube herum aus einer Leiste nach der benachbarten ziehen, — diese Muskeln werden direkt zur Veränderung der Oberflächenstruktur dienen, und aus ihrer Kontraktion beim Abtöten erklärt sich das stärkere Hervortreten der wabenförmigen Struktur der Haut am konservierten Material. 2) Fasern, die sich von den Längsmuskeln der Haut abzweigen und nach der äußersten Peripherie ziehen. 3) Fasern, die von den Ringmuskelbündeln sich abzweigen und sich ebenfalls an der Oberfläche inserieren. Die einzelnen Muskelrichtungen sind bei *Amphilina* eben noch nicht strikte gesondert. Trotz der an sich deutlichen Scheidung in Längs- und Diagonalmuskeln sehen wir beide Systeme durch häufige, schief verlaufende Fasern und Bündel in Verbindung stehen, und auch die Ringmuskeln entsenden zu den anders gerichteten Muskelgruppen Kommunikationsfasern, wie sie solche in die äußerste Hautschicht hinein entsenden. Diese letzten Fasern sind es nun, welche SALENSKY für die Ausgänge der Drüsen hielt, welche ihm die Ringmuskel-Querschnitte vortäuschten. Da hier der Querschnitt des Muskelbündels in die Längsansicht der Faser übergeht, so ist es auch verständlich, daß »der feinkörnige Inhalt der Zellen« in diesen »Ausführungsgängen« vollständig verschwindet. Eine Ausmündung konnte SALENSKY natürlich nicht sehen, selbst wenn es ihm gelungen wäre, die Fasern bis zu ihrem Verlauf in die oberflächlichste Hautlage zu verfolgen.

Die Parenchymmuskulatur ist recht kräftig; hauptsächlich sind es die dorsoventralen Muskelbündel, die, überall zahlreich, an den beiden Körperenden sich beträchtlich häufen. Die Längsmuskeln sind mehr auf die Randzone beschränkt.

Ich komme jetzt zu einer Tatsache, welche in großem Widerspruch zu den bisherigen Darstellungen steht. Allgemein wurde der *Amphilina* ein Saugnapf zugesprochen; SALENSKY zeichnet ihn nicht nur am Totalpräparat, sondern gibt auch eine Schnittzeichnung, die er, trotzdem sie nicht den typischen Bau eines Saugnapfes wiedergibt, als den Saugnapf anspricht. Wohl hauptsächlich wegen dieses

Saugnapfes wurde dann auch das betreffende Ende des Tieres als das Vorderende bezeichnet, was durch die von LANG[1] konstatierte Nervenkommissur, die sich dahinter befindet, noch gestützt schien. Es erweist sich nun nach meinen Schnitten, daß ein Saugnapf nicht vorhanden ist.

Nach SALENSKY ist der sogenannte Saugnapf tassenförmig und besteht aus zwei Schichten: der »häutigen Bekleidung« (inneren Cuticula) und der »muskulösen Schicht«. Die letztere enthält wiederum drei Muskelsysteme: »Ring-, Längs- und Radiärmuskeln. An sein hinteres Ende aber setzt sich ein mächtiger Retraktor an; dieser entspringt »auf der inneren Fläche des Hautmuskelschlauches an beiden Seiten des Körpers in Form zweier Muskeln, welche abgesondert nach vorn verlaufen, bis sie endlich den Saugnapf erreichen«. Der Retraktor soll in den Saugnapf eintreten und sich an der Muskelwandung desselben beteiligen. »Als Grenze zwischen beiden Teilen des Retraktors, namentlich der innerhalb und außerhalb des Saugnapfes (sich) befindenden Muskelportionen desselben, dient ein sehnenförmiger Ring, der zugleich einen Fixationspunkt für die beiden darstellt. Diese Sehne liegt im unteren Teil des Saugnapfes und läßt sich sogleich an ihrer gelben Färbung erkennen.« Ich zitiere hier SALENSKY ausführlich, da sich alle diese Teile auch in der Tat an der betreffenden Stelle vorfinden, — allerdings aber in ganz anderem Zusammenhang und mit andrer Bedeutung.

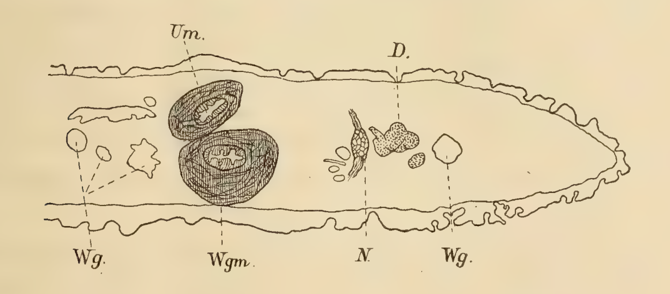
Eine abweichende Darstellung gibt LANG (l. c.). Einen Saugnapf sieht auch er, — wenigstens nennt er das Gebilde so, wenn auch seine eigne Darstellung eigentlich gegen die Saugnapfnatur spricht. Die betreffende Stelle lautet in extenso: »Bevor ich nun ihr Verhalten (der Nerven, L. C.) im vordersten Körperteile beschreibe, muß ich noch bemerken, daß ich gerade an der Stelle, wo SALENSKY die außerordentlich starken Rückziehmuskeln des von ihm beschriebenen Saugnapfes abbildet, die zahlreichen, zu einem dicken Strange vereinigten Ausführungsgänge von Drüsen sehe, die, im vorderen Körperteil in großer Zahl dem Parenchym eingelagert, noch weit gegen den hintersten Körperteil zu vorkommen. Es färben sich diese Drüsen, die in allen möglichen Formen vorkommen, sehr stark mit Farbflüssigkeiten, ebenso ihre Ausläufer, die sich nicht etwa direkt gegen den Saugnapf wenden, sondern meist mit unregelmäßigem

[1] ARNOLD LANG, Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie und Histologie der Plathelminthen. Mittheil. aus der Zoolog. Station zu Neapel. 1881. II. Bd. S. 394—395.

Verlaufe, bald nach innen, bald nach außen verlaufend, bald dicker, bald dünner werdend, das Parenchym durchziehen, bis sie sich zu dem erwähnten Strange vereinigen.« Der Strang soll in das hintere Ende des Saugnapfes münden (!), die Drüsen sollen mit SALENSKYS »problematischen Zellen« identisch sein und von den großen birnförmigen Drüsen der Larve abstammen.

Auch in dem, was LANG über die zum sogenannten Saugnapfende ziehenden Stränge sagt, ist wieder ein Teil Wahrheit; die Retraktoren SALENSKYS in toto sind aber doch nichts weniger als Drüsenausgänge. Der Aufbau des spitzeren Endes der *Amphilina*, an welchem der Saugnapf sitzen soll, ist vielmehr wie folgt:

SALENSKY gibt zwar an, daß der Uterus sich an dem Saugnapfende öffnet, geht darauf aber nicht näher ein; der Uterus soll »in der Nähe des Saugnapfes« mit einer Öffnung münden. Sagittale und quer verlaufende Schnittserien durch das betreffende Körperende ergaben mir nun folgendes. An dem spitzer auslaufenden Ende befindet sich eine kleine und recht seichte Einsenkung (Fig. 4), welche von den überall die Hautschicht bildenden Elementen begrenzt wird, nur daß hier die äußerste, homogene Schicht auf ein Minimum redu-



ziert erscheint. Diese Einsenkung als Saugnapf zu bezeichnen ist absolut unmöglich, da ihr alle histologischen Merkmale eines solchen fehlen; da, wie wir sehen werden, an ihrem Grunde der Uterus mündet, so könnte man sie höchtens als Genitalatrium auffassen. Die Einsenkung ist nicht rund, sondern in der Flächenebene der *Amphilina* gestreckt und nur schmal. Querschnitte, welche schon unterhalb der Einsenkung durch den Parasiten gelegt werden (siehe Textfigur), zeigen nun in der Mitte zwei von starken Muskelsystemen umgebene Öffnungen, welche schief dorsoventral nebeneinander liegen: es verlaufen also an der Spitze zwei Kanäle längs, die dicht beieinander am Grunde der genannten Einsenkung ausmünden.

Betrachten wir dieselben gesondert; Fig. 3 und 4 stellen dieselben in Sagittalschnitten dar, wobei Fig. 3 einen einzelnen Schnitt wiedergibt, Fig. 4 eine schematische Rekonstruktion aus mehreren Schnitten ist. Fig. 3 zeigt, daß der eine Kanal nichts andres ist, als der Endteil des Uterus. Nachdem sich dieser in seinem dritten Segment (siehe unten) in starken Windungen und beträchtlicher Breite mit dabei nur dünner Wandung dem Körperende genähert hat, verändert er unvermittelt sein Aussehen: die Wandung verdickt sich, das Lumen wird zu einem engen Ausführungsgang, der sich mit einer mächtigen Muskulatur umgibt. Wie aus Fig. 3 ersichtlich, besteht die Muskulatur aus drei Schichten: einer zu innerst dem Lumen zunächst liegenden Längsmuskelschicht und einem darauf folgenden System sich unter rechtem Winkel kreuzender schiefer Diagonalfasern, welchem als drittes zu äußerst eine Ringmuskulatur folgt. Es fällt gleich in die Augen, daß wir es hier mit den gleichen drei Muskelsystemen zu tun haben, wie in dem Hautmuskelschlauch, und daß sie auch in gleicher Reihenfolge liegen (vom Kanallumen nach außen gerechnet), wie in der Haut von außen nach innen. Man wird also mit Recht diesen ganzen Ausführungsgang des Uterus als eine tiefe, schmale Einstülpung der Körperbedeckung der *Amphilina* auffassen können. In der Mitte der Länge des Ausführungsganges habe ich auf der einen Seite einen Drüsenhaufen eingezeichnet; er verläuft um den Kanal herum, und da er etwa so weit vom Ende entfernt ist, wie in Salenskys Fig. 6 der »sehnige Ring«, so ist es klar, daß wir hier dasselbe Gebilde vor uns haben, von dem Salensky sagt, daß es sogleich an seiner gelben Farbe zu erkennen sei.

Weniger klar als hier liegen die Verhältnisse bei dem andern Gange, dessen Lumen wir auf dem Querschnitt schief neben dem Uterusausführungsgang liegen sahen. Der Kanal, in dessen enges Lumen mehrere Wülste regelmäßig einspringen, verläuft anfangs in gleicher Weite nach innen zu. In der Höhe, in welcher der Drüsenring um den Uteruskanal liegt, erweitert er sich ampullenförmig und teilt sich dann, auf die frühere Weite reduziert, in drei Arme, die aber nur auf eine ganz kurze Strecke verlaufen. Auch dieser von der Endeinbuchtung nach innen ziehende Kanal hat stark muskulöse Wandungen, doch sind hier die Muskeln ganz anders angeordnet, als bei dem Uterusende. Das Lumen ist von einer homogenen, sehr dicken Schicht begrenzt —, der Fortsetzung der äußersten homogenen Hautschicht; außerhalb von dieser umgibt den Kanal (Fig. 4) in direktem Übergange von der allgemeinen Körperbedeckung auf die

Kanalwand, die Zelllage der Haut, und auf diese folgt eine Ringmuskelschicht. Über dieser nun liegen die Muskeln, welche hauptsächlich SALENSKY irregeführt haben und ihm eine Saugnapfstruktur des Vorderendes vortäuschten. Es sind das Muskeln, die von der Ausmündungsstelle des Kanals an und dann an der Kanalwand nach innen zu bis zur ampullenartigen Erweiterung sich inserieren, im Bogen nach innen den ganzen oben beschriebenen Kanalteil samt den kurzen Verzweigungen umlaufen und in die betreffenden Muskeln der andern Seite übergehen: der ganze Kanal ist also der Länge nach von meridionalen Fasern überspannt. Außerdem inserieren sich an seiner Wandung noch weitere Fasern, die an der dorsalen und der ventralen Körperfläche verlaufen und bei ihrer Kontraktion den Kanal erweitern werden.

Es fehlen also, wie man sieht, alle Kriterien, auf welche hin man die Einbuchtung als Saugnapf ansprechen könnte. Sehen wir davon ab, daß ein langgestreckter, enger Kanal keine Ähnlichkeit mit einem Saugnapflumen hat: es fehlt dem Gebilde jede eigne Begrenzung durch eine feste Membran, und die Radiärmuskeln, anstatt sich, wie SALENSKY (Fig. 6) zeichnet, an diese hypothetische Umgrenzungsmembran des Saugnapfes anzusetzen, inserieren sich, wie alle Parenchymmuskeln, in der allgemeinen Hautschicht, abgesehen noch davon, daß doch die Subcuticula und Cuticula der allgemeinen Körperbedeckung sich nicht in einen Saugnapf hinein erstreckt, und sein Lumen in kontinuierlichem Verlauf bis in die Tiefe hinein auskleidet. Wir haben es eben hier ebenfalls nur mit einer tiefen Einsenkung der Körperoberfläche zu tun, worauf schon der Verlauf der Subcuticularschicht hinweist; die Muskeln des Kanals lassen sich ebenfalls auf die Muskulatur des Hautmuskelschlauches und Parenchymmuskeln zurückführen.

So gewinnen wir eine ganz andre Auffassung vom Bau des »Saugnapfendes« bei *Amphilina*: ein Saugnapf ist nicht vorhanden; die beiden sogenannten Retraktoren desselben sind die muskulösen Wände zweier Kanäle, von denen der eine der Ausführungsgang des Uterus ist, der zweite, wie weiter unten folgt, mit dem Wassergefäßsystem in Verbindung steht. LANG hat ganz richtig beobachtet, daß Drüsen an der Bildung des Ganzen partizipieren, — er hat die um die Uterusmündung herumliegenden Drüsen gesehen, welche SALENSKY wieder, der die doppelte Natur des Retraktors sehr richtig erkannte und ihn nur irrtümlich von der Körperwand abgehen ließ (mit der

ja der zweite Kanal in Verbindung seht), an richtiger Stelle in seinem »sehnigen Ring« abbildete.

Etwa um die Dicke des Hautmuskelschlauches von der Ringmuskulatur nach innen zu entfernt, verläuft jederseits ein starkes Längsgefäß des Wassergefäßsystems. Es verläuft in sehr starken Windungen und spitzwinkligen Knickungen; seine Wandung ist eine dünne, strukturlose Membran; Zellkerne liegen ihr zwar außen dicht auf (unregelmäßig und selten), hingegen sah ich sie nie innerhalb der Membran selbst. Über das Verhalten der Kanäle in bezug auf die dorsoventrale Parenchymmuskulatur komme ich zur Besprechung der gleichen und viel stärker ausgeprägten Beziehungen des Uterus zurück. Außer den Hauptlängsgefäßen findet man noch innerhalb der Hautschicht, und zwar meist an der Grenze der homogenen und der zelligen Schicht, Kanalschnitte, die aller Wahrscheinlichkeit nach Wassergefäße sind und einen losen oberflächlichen Plexus bilden würden.

Hier wäre auch die Stelle, wo die »problematischen Zellen« Salenskys zu erwähnen wären. Ich habe auf allen Schnittserien vergebens nach Elementen gesucht, die von den gewöhnlichen, bei Plathelminthen bekannten Elementen des Parenchyms abwichen; ich konnte absolut nichts Problematisches finden. Wenn es mir auch klar geworden ist, daß sich diese seltsamen Stränge zum überwiegenden Teil auf den Uterus (siehe dort) zurückführen lassen, so mag auch hier und da eine der großen und stark tingierbaren Wimperflammen, die die *Amphilina* hat, mitsamt dem anstoßenden Kanalanfang unter die problematischen Zellen mit aufgenommen sein. Ich komme auf diese Gebilde nochmals ausführlich zurück. Da Salensky sie auch bei ganz erwachsenen Exemplaren zeichnet, so ist es meines Erachtens absolut ausgeschlossen, daß es sich um irgend welche Reste etwa der großen Drüsen des Embryo handelte; die »Zellen« sind Kunstprodukte.

Die Hauptwassergefäße ziehen bis nahe ans Ende der *Amphilina*, an dem Cirrus und Vagina ausmünden, biegen hier in weitem Bogen nach innen, verbinden sich aber nicht direkt, sondern bilden einen dichten Plexus engerer Verzweigungen, der etwa auf der Höhe der Mitte der Vagina liegt (Fig. 1) und von dieser wie vom männlichen Kanal durchsetzt wird. Nach dem »Saugnapfende« zu behalten die Längskanäle nur bis kurz vor dem zweiten, ampullenartig erweiterten eingestülpten Gang ihre normale Breite; dann werden sie enger und wenden sich nach innen, eben dem innern Ende des Ganges zu.

Enge Wassergefäße verlaufen auch noch an den Seiten bis zur äußersten Spitze. Auf Querschnitten kann man nun sehen, wie die verengten Wassergefäße bis ganz dicht an das blinde Ende des eingestülpten Ganges herantreten; direkt in die Muskelmasse seiner Wandung eintreten und kontinuierlich mit dem Ganglumen in Verbindung treten sah ich sie zwar nicht, — bei der Mächtigkeit der Wandmuskulatur, die sich natürlich bei der Konservierung stark kontrahiert hat (wie auch das Ganglumen es erkennen läßt), kann es aber nicht Wunder nehmen, daß die dünnwandigen Wassergefäßausmündungen hier vollkommen kollabiert und zusammengedrückt sind. Es besteht für mich kein Zweifel, daß sie in das blinde Ende des Ganges münden, der also eine Exkretionsblase wäre. Irgendwelche andre Ausmündungen des Wassergefäßsystems, etwa am Plexus des andern Körperendes, sind nicht vorhanden.

Kräftig entwickelt ist das Nervensystem der *Amphilina*, was die Dicke der Stämme anbelangt. An jeder Seite verläuft ein Seitennerv; da er dem innern Rande des Wassergefäßkanals dicht anliegt, so nimmt er einen ebenso gewundenen Verlauf, wie dieser. Das Nervensystem hat LANG recht eingehend untersucht; er hat auch weit mehr, als SALENSKY, gesehen, seine Darstellung ist aber doch nicht ohne wesentliche Irrtümer.

Am »Saugnapfende« beschreibt er eine »Gehirnkommissur«. »Diese Gehirnkommissur durchdringt den Strang von Drüsenausführungsgängen so, daß sie denselben in eine obere und eine untere Hälfte teilt . . . . Von ihren verdickten seitlichen Enden geht jederseits ein kräftiger Nerv als Fortsetzung der Längsstämme nach vorn ab. Er läßt sich bis ans vorderste Körperende . . . . verfolgen.« Diese Querkommissur ist vorhanden; was aber fehlt, ist eine ausgesprochene Verdickung an ihrer Abgangsstelle, — die Verbreiterung ist eben nicht größer, als sie bei einer Abzweigung sein muß. Andrerseits ist der weitere Nerv, der nach dem »vordersten« Körperende zieht, nicht um das mindeste (zu Anfang) dünner, als der Hauptlängsnerv in seinem ganzen Verlauf. Ich gewann durchaus den Eindruck, daß die Seitennerven an der Kommissurstelle ununterbrochen weiter zum Körperende ziehen und nur durch den Querstamm in Verbindung treten. Der Verlauf der Kommissur ist richtig angegeben: sie geht zwischen Uterusende und Exkretionsblase mitten durch.

Die Hauptnerven entsenden, wie oben in der Nähe der Kommissur, so auch in ihrem ganzen Verlauf, nach außen zum Haut-

muskelschlauch feine Äste (siehe LANG). Nach innen zu deutet LANGS Abbildung aber nur einige wenige feine Nervenabgänge an: »Hier und da geben sie auch kleine Ästchen nach innen ab.« Diese Angabe wäre zu ergänzen. Es sind nicht »kleine Ästchen«, die etwa, wie die nach außen abgehenden, quer verlaufen, sondern es verläuft um die ganze *Amphilina* in ihrer ganzen Länge ein System recht nahe aufeinander folgender dorsaler und ventraler Kommissuren zwischen beiden Längsnerven, so daß eine Reihe von Nervenringen aufeinander folgt, wie das von Trematoden sowohl, als auch von Cestoden bekannt ist. Ein solcher Ring liegt auch auf gleicher Höhe mit der »Gehirnkommissur« LANGS.

»Am hintersten Leibesende konvergieren sie (die Hauptnerven, L. C.) und treten jederseits an den Ductus ejaculatorius heran, wo sie ineinander übergehen.« Die Zeichnung von LANG gibt die Lage dieser Nervenverbindung nicht ganz richtig wieder. Die Stämme konvergieren nicht so allmählich, vereinigen sich auch nicht so weit nach innen, — an dieser Stelle liegt bereits der Wassergefäßplexus. Die Längsnerven ziehen vielmehr bis nahe ans Körperende und sind durch einen Bogen mit geringer Krümmung verbunden: an den Stellen, wo die Längsnerven in diesen Bogen übergehen, tritt eine Verdickung auf.

Zu ganz andern Resultaten, als LANG, komme ich bezüglich der Ganglienzellen. In der »Gehirnkommissur« will LANG »außer zahlreichen eingelagerten Kernen schöne, meist bipolare Ganglienzellen« gesehen haben, — von solchen an der Nervenvereinigung am andern Körperende spricht er nicht, so daß man annehmen müßte, sie seien dort nur ebenso häufig, wie sonst in dem Verlauf der Längsnerven. Dem ist aber nicht so. An dem »Saugnapfende« habe ich vergebens nach einer Ganglienzellanhäufung gesucht; ich fand dort Ganglienzellen, aber nur vereinzelt, wie auch sonst in den Längsnerven: gerade in der bogenförmigen Verbindung am andern Ende aber sind typische Ganglienzellen sehr häufig, die gar nicht, wie LANG für die von ihm gesehenen Zellen meint, große Ähnlichkeit mit den »den Sagittalmuskeln anliegenden Zellen«, also den echten Muskelzellen, haben. Von der bogenförmigen Kommissur gehen nach dem äußersten Körperende Nerven ab, — und zwar nicht so feine Fasern, wie sie sonst im Verlauf der Längsnerven nach außen zu ausstrahlen, sondern es gehen recht kräftige Nervenäste, einerseits die Vagina, andrerseits den Ductus ejaculatorius begleitend, bis zu deren Ausmündung mit.

Die ganzen oben dargelegten Verhältnisse veranlassen mich, das

Nervensystem der *Amphilina* ganz anders aufzufassen, als LANG. Ich orientiere es umgekehrt und halte gerade die bogenförmige Kommissur am Vagina-Körperende für die Gehirnkommissur. Erstens verlaufen die Seitennerven kontinuierlich und in gleicher Breite an der Querkommissur des »Saugnapfendes« vorüber, während die Querkommissur dünner ist, als es die Längsnerven sind. Zweitens vermisse ich die ganglionäre Anschwellung an den beiderseitigen Abgangsstellen der Querkommissur. Drittens sehe ich weder an den Abgangsstellen, noch in der Kommissur selbst mehr Ganglienzellen, als sie sonst in den Längsstämmen vorhanden sind. Dieses sind die drei Punkte, welche gegen die Auffassung der Querkommissur als Hirnkommissur sprechen. Durch die Annahme, daß an dem betreffenden Ende ein Saugnapf vorhanden sei, der für die Auffassung dieses Endes als des Vorderendes wohl entschieden haben würde, mag LANG beeinflußt worden sein. Ich meinerseits fasse die Querkommissur nur als eine rein funktionelle Bildung infolge der mächtigen Ausbildung der Muskulatur an den beiden am Körperende ausmündenden Einstülpungen auf. Hingegen spricht dafür, daß die Bogenkommissur die Hirnkommissur ist: erstens die Verdickung an ihrem Abgange beiderseits; zweitens das Auftreten zahlreicher Ganglienzellen nächst dem Abgange und im Verlauf der Kommissur; drittens die Lage der Kommissur nahe dem Körperende (während doch die Querkommissur ganz bedeutend nach innen verlagert ist); viertens der Abgang starker Nerven nach dem Körperende zu, die aber immerhin sich durch ihre, den Seitennerven wie der Kommissur selbst bedeutend nachstehende Dicke als Nervenäste dokumentieren, was bei den über die Querkommissur hinauslaufenden Nervenenden nicht der Fall ist; zudem gehen diese Äste rechtwinklig, wie alle Apicalzweige, vom Bogen ab.

Aus allen diesen Gründen halte ich die bogenförmige Kommissur für die Hirnkommissur und dementsprechend das Körperende der *Amphilina*, an welchem Vagina und Ductus ejaculatorius ausmünden, für das vordere. Weitere Folgerungen aus dieser umgekehrten Orientierung der *Amphilina*, welche jetzt, nachdem der sogenannte Saugnapf als fehlerhafte Beobachtung sich erwiesen hat, keinerlei Schwierigkeiten machen kann, folgen zum Schluß.

Ich komme nunmehr zur Besprechung der Genitalorgane, deren Gesamtaufbau SALENSKY sehr richtig wiedergibt, ohne aber in seiner Darstellung auch in den Einzelheiten immer das Richtige getroffen zu haben. Nach dem wirklichen Tatbestand ist manche Eigentümlichkeit, welche der *Amphilina* eine isolierte Stellung zuwies, nicht

vorhanden; ihr Bau ist bis in alle Einzelheiten mit dem andrer Plathelminthen gleich. Wenn ich im folgenden von Vorder- und Hinterende der *Amphilina* spreche, so gelten diese Bezeichungen für die oben motivierte Orientierung: das Vorderende ist dasjenige, an dem Vagina und Ductus ejaculatorius münden, das Hinterende das bisherige »Saugnapfende«, an welchem der Uterus ausmündet.

Die weiblichen Genitaldrüsen liegen ganz zu vorderst, und zwar etwas submedian nach der linken Seite zu. Von ihnen liegt das Ovarium (vom Dotterstock abgesehen) am weitesten nach hinten. Wie schon aus Fig. 5 erhellt, ist es ein hantelförmiges Organ (Breite 1,32 mm), doch ist seine Kontur nicht etwa geradlinig, sondern stark gebuchtet und gelappt; Parenchymwände ziehen von allen Seiten her weit ins Innere hinein, so daß die beiden Seitenteile in rundliche Lappen zerfallen und nur der mittelste Teil eine größere gemeinsame Höhlung hat. Der Oviduct geht etwa in der Mitte des Verbindungsteiles nach vorn und nach der Seite zu ab.

Die Darstellung Salenskys ist nicht ganz zutreffend, indem er angibt, daß sich im Innern des Ovariums ausschließlich Eier befinden; gerade bei der Größe der Eier der *Amphilina* gelingt es, andre Verhältnisse festzustellen, welche einiges Licht auf die Eibildung werfen. Einiges hiervon ist in Fig. 6 zu sehen. Die Eier der *Amphilina* sind groß und unregelmäßig rund, wo sie freiliegen, während sie in den seitlichen Teilen des Ovars, in denen sie enger lagern, sich gegenseitig abplatten. Im Eiplasma liegt ein sehr großer ovaler Kern mit einem großen Kernkörperchen, neben dem sich aber stets noch kleine chromatophile Körnchen finden; von diesen kann eines gelegentlich dem Kernkörperchen an Größe wenig nachstehen. Das Kernkörperchen liegt stets nach der Mitte des Kernlumens zu, nie der Wand direkt an. Außer diesen charakteristischen Eiern finden sich nun in den seitlichen Teilen des Ovariums (ich spreche einstweilen nur von diesen) noch andre Zellen von ganz anderm Aussehen. Sie sind bedeutend kleiner und ihr Kern, der entsprechend geringere Größe hat, ist auf den ersten Blick von den Eikernen zu unterscheiden: er hat kein einzelnes dominierendes Kernkörperchen, sondern sein Inhalt weist eine größere Anzahl kleiner Körner auf, die im Kreise der Kernwandung innen anliegen. Da sie den Kern zum größeren Teil ausfüllen, so heben sich die Kerne der kleinen Zellen auch durch ihre weit stärkere Färbung im Präparat von den Eikernen ab. Ich konnte nun feststellen, daß sich die Keimschicht rings am Rande des Ovars befindet, und zwar liegt dem Rande eine

Schicht an, in welcher sich sowohl Eier als auch kleine Zellen befinden, die letzteren numerisch in der Überzahl. Die der Wandung noch ansitzenden Eizellen sind oft kleiner, als die bereits nach innen, dem Lumen zu vorgerückten, haben aber immer schon den typischen, oben beschriebenen Eikern. Die kleineren Zellen finden sich auch im Innern des Ovars, von der Wandung losgelöst, und zwar, wie auch Fig. 6 zeigt, bald in kleinen Komplexen zwischen den Eizellen, bald einzeln nebeneinander in Ketten zwischen die Eier geklemmt. An der Wandung konnte ich oft sehen, daß eine Eizelle nicht nur zwischen zwei solchen kleinen Zellen saß, sondern von andern gleichen auch in ihrem oberen, die Nebenzellen überragenden Teile flankiert war. Füge ich noch hinzu, daß die Kerne der kleinen Zellen sich in nichts von den Parenchymkernen in der Umgebung des Ovars unterscheiden, so ist die Deutung des Ganzen gegeben. Im Keimlager des Ovariums sind zwei Zellarten vorhanden: Eier und Begleitzellen, welche als Nährzellen der Eier fungieren. Sie umlagern das noch an der Wandung sitzende und hier wachsende Ei und wandern dann mit ihm zusammen in das Lumen hinein, wo sie sich noch zum Teil in ihrer ursprünglichen Lage zu den Eizellen finden. Während aber die Eizellen im freien Lumen des Ovars weiter wachsen, sind die Begleitzellen bald in Zerfall begriffen: am Rande, ebenso wie die Eier, stets deutlich konturiert und voneinander abgegrenzt, — der Erhaltungszustand meines Materials erwies sich als vollkommen befriedigend — verschmelzen die Bindegewebszellen, wenn losgelöst, bald zu Plasmamassen ohne innere Zellgrenzen, die sich auch färberisch anders verhalten, als die intakten Zellen an der Wandung. Die Begleitzellen lösen sich eben auf, so daß man im Innern dann vielfach nur noch ihre Kerne findet, und die so frei werdende Plasmamasse wird das Material zur Ernährung und zum weiteren Wachstum der Eizellen abgeben.

In den Seitenteilen des Ovars, wo die Eier noch im Wachsen begriffen sind, zeigen sie stets deutlich den oben beschriebenen Kern. Das Bild verändert sich, wenn wir uns mehr dem Mittelteile des Ovars nähern. Die Eizellen liegen weniger dicht und runden sich daher mehr ab. Allmählich häufen sich die Exemplare, in welchen der Kern undeutlicher wird und endlich sehen wir die Mehrzahl ohne einen deutlichen Kern: das Kernkörperchen hat sich aufgelöst, die Kernmembran ebenfalls. Weiterhin treten dann schön färbbare Karyokinesen auf. Aus dieser Reihenfolge ist es klar, daß es sich um die Bildung des ersten Richtungskörperchens bereits im Innern des

Ovariums handelt. Noch weiter nach dem Oviduct zu sieht man dann die Zahl der Karyokinesen abnehmen, und in der Ausbuchtung endlich, von der der Oviduct abgeht, wieder nur Eier mit großem bläschenförmigen Kern und mit einem großen Kernkörperchen. In dieser Form verlassen die Eier das Ovarium.

Die Dotterstöcke liegen an beiden Seiten als langgestreckte Stränge, die hinten bis zur flachen Einstülpung und vorn bis zur Mitte der Entfernung zwischen Ovar und Vorderrand reichen. Die Dotterzellen sind sehr groß, rund und flach, wie ein Geldstück. Die Dottergänge gehen am vordersten Ende jederseits ab und stoßen hinter dem Ovar zusammen, an dieser Stelle ein kleines Dotterreservoir bildend. Der gemeinsame Ausführungsgang verläuft dann von diesem geradlinig nach hinten zur Schalendrüse, welche der Mitte des Vorderrandes des Ovarium nahe angelagert ist.

Rechts von der Schalendrüse und auf gleicher Höhe mit derselben liegt das große ovale Receptaculum seminis, das etwa bis zur Mittellinie der *Amphilina* reicht. In ihr distales Ende mündet die Vagina, ein enger, langer Kanal mit innerer Längs- und äußerer Ringmuskulatur, dicht von Bindegewebskernen begleitet, der schief nach rechts und vorn die Mittellinie kreuzt und seitlich am Vorderende ausmündet.

Das Zusammentreffen aller weiblichen Genitalgänge in der Schalendrüse habe ich in Fig. 8 schematisch dargestellt; man sieht, daß das Verhalten von der Darstellung Salenskys etwas abweicht und sich durchaus dem von den Fascioliden bekannten Typus nähert.

Der Oviduct zieht durch die Schalendrüse von hinten nach vorn, und am Vorderende tritt, nachdem der Kanal allmählich an Breite zugenommen hat, der Uterus heraus. Der Dottergang tritt von vorn an die Schalendrüse heran, kreuzt den Uterus und macht eine Schleife nach links, innerhalb deren Verlauf sein Lumen sich stark verbreitert; sich wieder verengend, mündet er dann etwa im Zentrum der Schalendrüse in den Oviduct. Eine gleiche Schleife nach links bildet auch der Ausführungsgang des Receptaculum seminis, der am hinteren Rande der Schalendrüse erst den Oviduct kreuzt. Der Uterus biegt erst einmal nach der Mittellinie zu aus, wendet sich dann, allmählich sich verbreiternd, nach links zurück und geht in den ersten, nach dem Hinterende zu verlaufenden Ast über.

Fig. 1 gibt ein genaues Bild des Uterusverlaufs in einem reifen

Exemplar, so wie es schon WAGENER[1] und SALENSKY angegeben haben. Nur daß die Windungen in Wahrheit stärker sind, als in WAGENERS Abbildung. Die beiden ersten Äste (auf- und absteigend) haben engere Windungen und laufen einander parallel; dicht beieinander gelagert, nehmen sie einen schmalen, dem Dotterstocke parallelen Streifen auf der linken Seite ein. Nachdem aber der zweite, wieder dem Vorderende zustrebende Ast direkt hinter dem Ovar auf die rechte Seite hinübergezogen ist, werden die Windungen viel breiter, so daß sie als querliegende Schlingen die ganze rechte Seite vom Dotterstock bis zur Mittellinie ausfüllen. Am Hinterende werden die Windungen des rechten Astes wieder klein, und er mündet dann zuletzt in den oben beschriebenen Endabteil ein, der als Einstülpung andrer Herkunft ist, als der parenchymatöse Uterus.

Irrtümlich ist SALENSKYS Darstellung der wechselnden Weite des Uterus. »Man kann eigentlich in diesem zwei Teile unterscheiden, welche miteinander abwechseln, nämlich a) kleine zylindrische Röhrchen und b) große Erweiterungen, in welche die ersteren einmünden« (S. 326). Solche »Erweiterungen« sollen schon von außen sichtbar sein, die Röhrchen also nicht. Schon meine Fig. 1 zeigt, daß hier ein Irrtum vorliegt: der Uterus ist am Totalpräparat in allen Einzelheiten in seinem gesamten Verlaufe zu sehen, und hat, wenn er auch in seinen einzelnen Ästen allmählich an Breite zunimmt, doch keinerlei Scheidung in enge, zwischen Höhlungen geschaltete Röhrchen: er ist ein kontinuierliches Rohr, und SALENSKYS Auffassung ist nur aus falscher Deutung von Schnitten zu erklären (auf denen ja die »Röhrchen« allein zu sehen sind), indem er an Stellen, wo in einer scharfen Krümmung zwischen zwei Uterusstellen der Kanal nur ganz oberflächlich getroffen war, ein »Röhrchen« zu sehen glaubte; solche Bilder findet man bei der starken Windung des Uterus auf Schritt und Tritt.

De facto verschieden, wenn auch nicht prinzipiell, ist hingegen der Bau der Uteruswandung in seinen verschiedenen Abschnitten. Ein Querschnitt durch den Uterus nächst seinem Austritt aus der Schalendrüse zeigt ein sehr charakteristisches Bild. Das Uteruslumen ist von einer recht dicken Wand umgrenzt. Außen hat diese einen dichten Belag großer, senkrecht aufliegender langer Zellen, dem Inneren der Wandung liegt eine Schicht einer glasigen Masse auf,

[1] G. WAGENER, Enthelminthica. Nr. 5. Über *Amphilina foliacea* (*Monostomum foliaceum* Rud.), *Gyrocotyle* Dies. und *Amphiptyches* G. W. Archiv für Naturgesch. Jahrg. XXIV. Bd. I. 1858. S. 244—249.

die unregelmäßig, zipfelförmig in das Lumen hineinragt, so daß sie auch einen zelligen Eindruck macht; doch sind in diesem inneren Belage nie Kerne enthalten. Dieser Belag ist streng zu unterscheiden von der körnigen Masse, welche die Eier selbst umgibt, und die aus überschüssigem Spermatozoen- und Schalendrüsenmaterial besteht. Ziehen wir in Betracht, daß die Eier im Uterus noch beträchtlich wachsen, so ist die Deutung nicht schwer: die um den Uterus liegenden Zellen (deren Ausführungsgänge Salensky ja gesehen hat) sezernieren nach dem Innern des Uterus zu; das Sekret muß wohl das weitere Wachstum der Eier bedingen, — und dieses Sekret ist eben in der geronnenen Masse, die der Wandung innen anliegt, zu sehen. Je weiter wir den Uterus verfolgen, desto breiter wird er: die Wandung dehnt sich und wird dünner, und ebenso wird auch der äußere Zellbelag gezerrt; die einzelnen Zellen werden niedriger und breiter, bis wir zuletzt am Uterus, bei großer Breite desselben, bei schwächerer Vergrößerung nur noch Kerne seiner Membran anliegen sehen, während die Zellkörper ganz flach und breit auseinandergezogen sind. Ein kontinuierlicher Zellbelag bleibt aber auch in diesem Stadium erhalten.

In ein besonderes Verhältnis tritt der Uterus zu den dorsoventralen Parenchymmuskeln, indem diese sich den Uteruswänden sehr eng anlegen. In den tief einspringenden Winkeln nun, welche durch die schroffen Windungen des Uterus entstehen, finden sich stets einige Fasern zu einem Bündel lose beieinander, während sonst an ihrem Auftreten neben dem Uterus keine Regelmäßigkeit zu sehen ist. Das gleiche Verhalten sehen wir für die Parenchymmuskeln auch an den noch weit spitzeren Knickungen der Längswassergefäße.

Bezüglich der Eibildung möchte ich nur einige Bemerkungen machen. Daß die Eier nach ihrer Bildung noch bedeutend an Größe zunehmen, ist bekannt. Im Anfang des ersten, nach hinten ziehenden Astes des Uterus messen die jungen, eben erst in die Furchung eintretenden Eier 0,09 : 0,046 mm, das Wachstum geht sehr allmählich vor sich; die Eier im Endabschnitte des Uterus messen 0,12 : 0,072 mm, sind also breiter im Verhältnis zur Länge, wie anfangs. Betreffs der Eibildung kann ich bestätigen, daß die Schale anfangs (noch in der Schalendrüse) offen ist, und zwar an dem Pole, dem die Eizelle anliegt; sie schließt sich aber vollkommen noch vor dem Verlassen der Schalendrüse. In den Gängen der letzteren, sowie in der ersten sehr schmalen Partie des Uterus, wo die Eier oft sehr eng beieinander liegen, zeigen sie noch eine beträchtliche Plasticität der Schale; beim

Vorrücken spitzt sich das hintere Ende oft stark zu, doch verschwindet das alsbald im Uterusanfang. Hier haben einzelne Schalen noch einen kleinen Appendix am Dotterpole, der bald gestreckter, bald als unregelmäßig geformte Masse dem Ei anhängt. Der Appendix geht aber bald verloren und sich furchende Uteruseier haben ihn nicht; er ist kein Organ der Schale, sondern ein zufälliger Rest von der Schalenbildung her. Daher muß es auf einem Irrtum beruhen, wenn SALENSKY sagt: »In der Uterinalhöhle heftet sich das Ei vermittels seines Stieles an die Uteruswände an und bleibt dort während der ganzen Zeit der Embryonalentwicklung.« Erstens ist kein solcher permanenter Stiel vorhanden, zweitens heften sich die Eier überhaupt nicht fest, was ja jeder anderweitigen Erfahrung widersprechen würde, sondern rücken in der den Uterus füllenden Flüssigkeit langsam weiter, so daß man, je weiter man im Uterus sucht, desto weiter fortgeschrittene Embryonalstadien vorfindet. Die Eier schreiten aber auch nicht alle gleichmäßig schnell fort, besonders auf den ersten Stufen; man findet sehr häufig unter Eiern, die bereits das Zweizellenstadium des Keimes zeigen, solche, die noch ungeteilt mit unverändertem Keimbläschen sind, zweizellige unter mehrzelligen usw.

Über den männlichen Genitalapparat habe ich kaum etwas den Angaben von GRIMM[1] und SALENSKY hinzuzufügen. Die Hoden sind bald ovoid, bald gestreckter elliptisch, sie schwanken in ihren Maßen zwischen 0,32 : 0,19 und 0,26 : 0,2; nach vorn zu erreichen sie (in der Mittellinie) fast noch das Ovarium, immer der dorsalen Fläche näher gelagert. Auch ich unterscheide einen, wenig hinter dem Ovarium beginnenden, gewundenen, gemeinsamen Ausführungsgang, das Vas deferens, das noch die strukturlose Wand der Vasa efferentia hat, von der ebenfalls aus einem gewundenen Schlauch bestehenden Vesicula seminalis, die nicht nur um ihre dicke, muskulöse Wandung Zellen gelagert zeigt, sondern auch im Innern einen Wandbesatz großer Zellen hat. Was SALENSKY nicht erwähnt, ist eine bedeutende Anzahl von Prostatadrüsen, welche die Vesicula und den Canalis ejaculatorius begleiten. Die ganze Umgebung derselben ist von großen Drüsenzellen angefüllt, so daß sie große Ähnlichkeit mit der Schalendrüse gewinnt; der Drüsenkomplex (der mit dem Gefäßplexus der Exkretionskanäle zusammenfällt) wird von dem Genitalgange durchsetzt. Besonders groß sind die dem Ductus ejaculatorius ansitzenden

[1] O. GRIMM, Nachtrag zum Artikel des Herrn Dr. SALENSKY usw. Diese Zeitschr. 1875. Bd. XXV. S. 214—216.

Drüsen. In der Mittellinie und etwa auf der Höhe des hinteren Schalendrüsenrandes kreuzt die Vesicula die Vagina, an welcher sie ventral vorüberzieht. Über den Cirrus macht Grimm genaue und glaubwürdige Angaben; da ich ihn nirgends ausgestülpt sah, kann ich dem nichts hinzufügen.

Die abweichende Auffassung gegenüber der bisher gültigen Darstellung, die ich aus meinen Untersuchungen über Anatomie und Histologie der *Amphilina* gewonnen habe, muß auch die Stellung der Plathelminthen im System beeinflussen, und das Resultat, zu welchem ich in diese Beziehung komme, findet engen Anschluß an die Ausführungen von Lühe[1] über die Gruppe der Cestodarier. Lühe hebt hervor, daß zwischen *Caryophyllaeus* und *Archigetes* einerseits, *Gyrocotyle* und *Amphilina* andrerseits nichts Gemeinsames, was sie den übrigen Plathelminthen gegenüberstellte, vorhanden sei, wenn man die Einzahl der Genitalorgane außer Betracht lasse. Auf Grund eines eingehenden Vergleichs verweist er *Archigetes* und *Caryophyllaeus* als echte Cestoden unter die Pseudophylliden, womit ich vollkommen einverstanden bin; wenn er schon zwischen ihnen und den beiden andern Cestodariern eine weite Differenz sah, so erweitert sich dieselbe jetzt noch beträchtlich, indem nach meiner oben begründeten Auffassung *Amphilina* umgekehrt im Vergleich mit der bisherigen Darstellung zu orientieren ist, so daß zu allen Unterschieden auch noch eine entgegengesetzte Lagerung der gesamten Genitalien hinzukommt: bei *Archigetes* und *Caryophyllaeus* die Hoden vorn, die weiblichen Genitaldrüsen hinten, der gewöhnliche Cestodentypus; bei *Amphilina* das männliche Genitalfeld in der hinteren Hälfte[2]. Lühe scheint aber die beiden Cestodarier immerhin mehr in die Nähe der Cestoden, als der Trematoden, zu stellen. Muskulatur- und Wassergefäßsystem, die Lagerung der Genitalorgane, das Wachsen der Eier beim Vorrücken im Uterus und die Andeutung

---

[1] M. Lühe, *Urogonoporus armatus* usw. in: Archives de Parasitologie. Paris 1902. V. No. II. p. 229—236.

[2] Wenn ich auch nicht selbst Gelegenheit hatte, *Gyrocotyle* zu untersuchen, so möchte ich, als Analogieschluß aus *Amphilina*, für wahrscheinlich halten, daß Lönnberg die *Gyrocotyle* zutreffend umgekehrt orientierte, als bis dahin üblich (Verh. des biol. Ver. Stockholm. Bd. III. 1890). Lönnberg gibt, im Gegensatz zu andern Autoren, an, daß in der Nervenkommissur am »Saugnapfende« nur vereinzelte Ganglienzellen vorkommen, während diese in der Nervenkommissur am Trichterende sich in großer Anzahl vorfinden. Nach der Orientierung Lönnbergs würde aber auch *Gyrocotyle* diejenige gegenseitige Lagerung der Genitaldrüsen aufweisen, die sich bei *Amphilina* findet.

einer Deckelung der Eier, die im nachträglichen Anfügen eines deckelförmigen Endes bei der Eibildung zum Ausdruck kommt, scheinen mir aber eher für die Stellung der *Amphilina* nächst der Wurzel des Trematodenstammes zu sprechen, wogegen ich der Darmlosigkeit kein ausschlaggebendes Gewicht in der systematischen Bewertung zusprechen möchte.

Greifswald, September 1903.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XXIII.

Fig. 1. Totalbild der *Amphilina foliacea* (Rud.) nach einem Kreosotpräparat. 4/1.

Fig. 2. Ein Sagittalschnitt durch den Hautmuskelschlauch. 220/1. *Lm*, Längsmuskeln; *Dm*, Diagonalmuskeln; *Rm*, Ringmuskeln: *Kk*, Kalkkörperchen; *Dvm*, Dorsoventralmuskeln.

Fig. 3. Sagittalschnitt durch das Hinterende: der Endabschnitt des Uterus und sein Abgang von der letzten Uteruswindung. *U*, Uterus; *Ue*, Endabschnitt des Uterus; *Dr*, Drüsen; *N*, Nerv; *Wg*, Wassergefäß. 60/1.

Fig. 4. Sagittalschnitt durch das Hinterende. Rekonstruktion der zweiten Einstülpung, dem Endapparat des Wassergefäßsystems. *Rm*, Radiärmuskeln; *Rgm*, Ringmuskeln; *Bm*, Bogenmuskeln; *Wg*, Wassergefäß; *U*, Uterus. 54/1.

Fig. 5. Flächenschnitt durch das Vorderende. *Crh*, Cirrhus; *Dtg*, Dottergang; *Dtr*, Dotterreservoir; *N*, Nerv; *Ov*, Ovarium; *Rs*, Receptaculum seminis; *U*, Uterus; *Vg*, Vagina; *Wg*, Wassergefäß.

Fig. 6. Schnitt durch einen Teil eines Seitenfeldes des Ovariums. *Pz*, Parenchymzellen; *Ez*, Eizellen. 230/1.

Fig 7. Teil eines Flächenschnittes. Kreuzung der Vagina (*vg*) und des Vas deferens (*vd*). Buchstaben wie in Fig. 5, außerdem: *Ua*, erste quere Uteruswindung; *H*, Hoden; *Sch*, Schalendrüse. 44/1.

Fig. 8. Rekonstruktion der Genitalgänge innerhalb der Schalendrüse. Buchstaben wie in Fig. 5, außerdem: *Od*, Oviduct; *Sch*, Schalendrüse.

Histologische Mitteilungen.

1. Die Urgenitalzellen der Ctenophoren.

Von

Dr. Karl Camillo Schneider,
Privatdozent an der Universität Wien.

Mit Tafel XXIV.

In meinem »Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere« habe ich für *Beroë ovata* Urgenitalzellen an den seitlichen Rändern der enterodermalen Rippenröhren beschrieben und von ihnen die im Epithel der Röhren sich entwickelnden Genitalzellen abgeleitet. Neuerliche Untersuchung meines Materials (Flemming-Konservierung) hat mich belehrt, daß die in Frage stehenden Zellen, welche in Figg. 4, 5 und 8 mit x bezeichnet sind, nicht als Urgenitalzellen aufgefaßt werden dürfen (über ihre Deutung siehe später), daß aber in der Tat Urgenitalzellen vorkommen, die dem Mesoderm entstammen. Man findet in der Gallerte überall, vor allem in der Nähe der Epithelien, relativ große Zellen, die bald fast kugelrund erscheinen, bald kurz spindelig gestreckt sind und auch kurze plumpe Ausläufer aufweisen. Figg. 1—3 stellen sie dar. Der Kern ist groß und typisch bläschenförmig, mit großem Nucleolus und dunkler Randzone ausgestattet; am Nucleolus unterscheidet man gelegentlich eine verschieden dicke Nucleomrinde, und im Innern eine hellere Füllmasse (Paranucleom), die sich mit Hämatoxylin nicht, dagegen schwach mit Säurefuchsin färbt. In einem Falle sah ich im Paranucleom einen kleinen dunklen Fleck, der vielleicht als Vacuole zu deuten ist. Das Sark ist manchmal in Umgebung des Kerns besonders dunkel gefärbt (Fig. 1) und neigt überhaupt stark zur Aufnahme von Hämatoxylin. Man erkennt hellere und dunklere Partien, eine deutlich körnige, fädige oder schaumige Struktur tritt aber nicht hervor.

Solche Zellen kommen auch im Enteroderm der Rippenröhren (und auch der anderen Röhren) vor. Sie liegen hier im seitlichen

und inneren niedrigen Epithel in spärlicher Zahl; auf mehrere Querschnitte einer Röhre kommt etwa eine Zelle. Die Identität dieser, in den Lücken zwischen den Nährzellen gelegenen Elemente, mit den erwähnten Gallertzellen ergibt sich ohne weiteres aus der Form und Struktur (siehe Figg. 4 und 5); man kann aber auch direkt Einwanderungen beobachten, wie Figg. 7 und 8 darstellen. In Fig. 7 ist das flache Epithel der inneren Röhrenwand schräg getroffen; die starke Kontur der aus Bindesubstanz bestehenden, vom Mesoderm gebildeten Grenzlamelle erscheint bei hoher Tubuseinstellung, die zarte bei tiefer. Unter die platten Epithelzellen, deren Kerne immer paarweis liegen, klemmt sich eine der erwähnten Zellen ein, die Epithelzellen von der Lamelle abhebend; sie ist vermutlich soeben eingewandert. In Fig. 8 sehen wir eine Zelle noch außerhalb des Epithels, aber bereits die Lamelle durchbrechend. Ich hebe hervor, daß die angrenzenden Schnitte die Lamelle deutlich zeigen, im dargestellten Schnitt fehlt sie aber an der Einwanderungsstelle vollkommen. Die Zellkerne der eingewanderten Zellen unterscheiden sich von den Enterodermkernen, die im übrigen auch bläschenförmig sind, durch größeres Volumen.

Sowohl in den frei in der Gallerte, wie in den ins Enteroderm eingewanderten Zellen kann man nicht selten zwei Kerne beobachten. Diese liegen meist dicht nebeneinander im gleichartig beschaffenen Sark. Fig. 6 ist kein Beispiel für dies Verhalten; hier handelt es sich vielmehr ohne Frage um eine Zellteilung, denn im Umkreis der beiden großen Kerne haben sich Sarkbezirke ziemlich scharf voneinander gesondert; eine Durchschnürung steht bevor. Diese Zelle wurde in der Nähe der männlichen Gonade gefunden, und zwar bestanden die benachbarten Gonadenteile aus isolierten rundlichen Gruppen von Spermogonien, deren Ableitung von solchen einzelnen Zellen sich, dem Bild entsprechend, geradezu von selbst aufdrängte. Bemerkenswert ist auch die in Fig. 7 dargestellte Zelle. Sie liegt im äußeren Epithel, und zwar gegen das Röhrenlumen hin, zwischen diesem und der kompakten männlichen Gonade. Man trifft in dieser Lage (lateralwärts) oft jugendliche Spermogonienballen, die sich der bereits weiter entwickelten Hauptmasse des Hodens angliedern und bei der Verbindung mit ihr wie Höcker derselben erscheinen. Die erwähnte Zelle kann nun mit großer Bestimmtheit als Mutterzelle eines Spermogonienballens angesehen werden; ich mache auf ihre große Ähnlichkeit mit Fig. 2 aufmerksam. Von den Enterodermzellen ist sie leicht zu unterscheiden.

Immer finde ich im Röhrenepithel auch die von mir früher als Urgenitalzellen gedeuteten kleinen rundlichen Elemente, die durch einen kleinen kompakten Kern und helles, mit Orange leicht gelb sich färbendes Sark ausgezeichnet sind. Man erkennt im Sark ein zartes netzig ausgebildetes Gerüst mit undeutlich radialen Faserzügen; eine äußere glatte Kontur der Zelle ist oft sehr deutlich wahrzunehmen. Der Kern liegt immer einseitig, manchmal ist er in doppelter Zahl vorhanden. Man findet auch diese Zellen in der Gallerte, in spärlicher Zahl, wieder. Sie sind hier etwas kleiner, zugleich aber auch von dichterer Struktur, worin wohl ein differentes physiologisches Verhalten zu sehen ist. Teilungen des Kerns konnten beobachtet werden, wie Fig. 9 sie darstellt; nicht selten trifft man in einer Zelle drei oder mehr, gelegentlich unscharf gesonderte, wie zu einem Band vereinigte Kerne. Übrigens können diese Zellen wohl auch bedeutendere Größe durch Stoffaufnahme erreichen. Man trifft wenigstens in der Gallerte manchmal größere, mit Orange sich gelblich färbende, wie mit einer feinen Körnelung beladene oder homogen erscheinende Zellen mit den entsprechenden Kernen.

Ich möchte diese kleinen Zellen, die in keiner sicher nachweisbaren Beziehung zur Bildung der Genitalzellen stehen, jetzt als eine Art von Lymphzellen auffassen, die primär nur der Gallerte zukommen, sekundär aber auch ins Enteroderm einwandern können. Einzelne Bilder schienen mir für die Einwanderung zu sprechen, doch konnte ich sie nicht sicher feststellen. Amöboide Fortsätze habe ich in keinem Falle wahrgenommen.

Die großen Zellen, aus denen sich die Genitalzellen entwickeln, bezeichne ich als Urgenitalzellen. Sie sind schon lange bekannt, nur über ihr Vorkommen im Enteroderm war man nicht unterrichtet. R. Hertwig sagt von den »Bindesubstanzzellen« der *Beroë*, daß sie »im allgemeinen spärlich hier und da zwischen die übrigen Elemente« (der Gallerte = Muskelfasern und Nervenzellen) »eingestreut sind und wie kleine Amöben aussehen. Ihr Protoplasmakörper nimmt die mannigfaltigsten Formen an, ist bald spindelig, bald in Lappen ausgezogen und auf seiner Oberfläche mit spitzen pseudopodienähnlichen Fortsätzen bedeckt, welche sich aber niemals auf große Strecken hin verfolgen lassen. Ich zweifle nicht, daß bei der Beobachtung im frischen Zustand die Zellen sich als amöboide Gebilde erweisen werden. Der Kern der Zelle ist rundlich und von reichlichem körnigem Protoplasma umgeben«. Auch Eimer hat amöboide Beweglichkeit angenommen, und Samassa schließt sich beiden Autoren an; ich

selbst habe kein frisches Material untersucht, glaube aber auch, daß die Urgenitalzellen ebenso amöboid beweglich sind wie die ganz ähnlich beschaffenen Elemente der Spongien. Auch SAMASSA nennt die Urgenitalzellen »Bindegewebskörperchen«, doch fügt er hinzu: »Ich deute diese Bindegewebskörperchen als Zellen des Mesodermstreifens, die sich in ihrem embryonalen Zustande erhalten haben und nenne sie Embryonalzellen. Von ihnen geht die Bildung der Muskelfasern aus.«

Ich habe dazu folgendes zu bemerken. Von den Urgenitalzellen haben wir wohl in der Tat die Muskelzellen abzuleiten, aber auch die Bindezellen stammen von ihnen ab. Man darf jedoch nicht die Urgenitalzellen direkt als Bindezellen bezeichnen; die eigentlichen Bindezellen von *Beroë* sind vielmehr wesentlich anders beschaffen, nämlich mit längeren Fortsätzen ausgestattet (SAMASSA), haben ein helles schaumiges Sark und einen hellen Kern mit kleinem Nucleolus und deutlichem Mitom (Fig. 10). Sie sind die Bildner der Gallerte und der faserig-lamellösen Bindesubstanz, die besonders unter den Epithelien und zwischen den Muskelfasern entwickelt ist, im allgemeinen aber recht spärlich vorkommt. Genauer habe ich sie zuerst in meinem Lehrbuch (S. 289) beschrieben. Diese typischen Bindezellen sind durch Übergänge mit den Urgenitalzellen verbunden. Man trifft alle möglichen Mittelstufen an. Da nun, wie erwähnt, auch die Muskelzellen und Genitalzellen von den dunkeln Zellen mit großen bläschenförmigen Kernen sich ableiten, so können die letzteren allerdings, mit SAMASSA, gut als embryonale Mesodermzellen bezeichnet werden und würden derart den Archäocyten (SOLLAS) der Spongien entsprechen, aus denen auch differente Elemente (Skleroblasten, Speicherzellen = Thesocyten, Genitalzellen) hervorgehen. Ich behalte hier jedoch den Ausdruck Urgenitalzellen bei, da es mir bei Berücksichtigung dieser Zellen in erster Linie auf die Ableitung der Genitalzellen von ihnen ankommt.

Die Gonaden der Ctenophoren wurden bis jetzt entweder vom Entoderm (CHUN, GARBE) oder vom Ektoderm (R. HERTWIG) oder vom Mesoderm (ich, 1902) abgeleitet. Die Ableitung vom Ektoderm stützte HERTWIG auf Befunde an *Callianira bialata*, welche Verbindungsstränge zwischen Ektoderm und Gonaden besitzt. Diese Stränge sollen sich vom flaschenförmig verdünnten Anfangsteil flimmernder Säckchen ableiten, die bei jungen Tieren beobachtet wurden und deren innerer erweiterter Teil die Gonaden liefern soll. Indessen mußte HERTWIG selbst zugestehen, daß die Säckchen vielleicht doch

nichts mit den Gonaden zu tun haben, sondern Sinnesorgane repräsentieren dürften (was auch CHUN annimmt); daß sie ferner nur auf der Seite der weiblichen Gonaden vorkommen. Nach CHUNS neueren Befunden (1892) kann nun von einer Ableitung der Gonaden von den Säckchen nicht mehr die Rede sein, da diese sich erstens nur bei *Callianira* finden, zweitens hier aber auch neben den reifen Gonaden vorkommen. Es entfällt damit die Ableitung der Gonade vom Ektoderm. — Über die Verbindungsstränge siehe unten.

Für einen Teil der weiblichen Gonade dürfte indessen die Ableitung vom Ektoderm vielleicht doch zu Recht bestehen. Man findet an den Ovarien folgenden Aufbau. Lateralwärts liegen die jüngsten Stadien (Oogonien), medialwärts die ältesten; die großen reifenden Eier treiben gegen innen hin das Röhrenepithel weit vor. An der äußeren Gonadenfläche findet sich nun bei *Beroë* und andern Formen ein epithelartig geordneter Zellstreif (bei *Bolina* sollen drei Schichten nachweisbar sein: CHUN), dessen schmale zylindrische Zellen in die Mitte der Gonade hinein vorragen und Ballen von intensiv färbbarem (eosinophilem) Sekret absondern, die sich im Gonadenzentrum ansammeln und vielleicht der Ernährung (Dotter), nach CHUN der Bildung der Eihülle (?), dienen. Dieser Drüsenzellstreifen (Drüsengewebe) ist immer deutlich von dem eigentlichen Ovarialgewebe, das ihn umgibt, gesondert. HERTWIG zieht nun die Möglichkeit in Betracht, daß er ektodermaler Herkunft sein dürfte, da ähnliche Drüsenzellen nur im Ektoderm nachweisbar sind. Ich möchte derselben Ansicht zuneigen, obgleich ein sicherer Beweis des Zusammenhangs mit dem Ektoderm nicht zu erbringen war; auffällig ist aber die oft überraschend innige Lagebeziehung zum Ektoderm und die nicht selten ganz unscharfe Abgrenzung gegen die Gallerte, die für die übrige Gonade, soweit sie peripher liegt, nicht gilt.

Die Ableitung der Gonade vom Entoderm (CHUN) stützt sich aut die Einlagerung der Gonaden in das äußere Epithel der enterodermalen Rippenröhren. CHUN setzt in seiner Arbeit von 1892 auseinander, daß man an Jugendstadien von *Bolina* die »Keimzellen« zwischen den Zylinderepithelzellen der Röhren einzeln oder zu Gruppen vereint antrifft. Mit diesem Befund ist aber die entodermale Entstehung der Urgenitalzellen keineswegs erwiesen; finden wir doch auch bei den Hydroiden die im Ektoderm entstehenden (WEISMANN) Urgenitalzellen vorübergehend im Entoderm, das sie hier allerdings wieder verlassen, um ins Ektoderm zurückzukehren. SAMASSA hat diesen Gedanken einer Einwanderung bereits geäußert (1893), aber dabei die Möglich-

keit der Einwanderung vom Ektoderm im Auge gehabt, wogegen Chun sich 1898 nochmals aussprach. Neuerdings hat sich Garbe an Chun angeschlossen. Auch nach ihm treten an jungen Tieren (*Pleurobrachia rhodopis* und *pileus*) die Genitalzellen im Entoderm auf (bei *pileus* sogar in den Schlund- und Tentakelröhren) und sind als kleine Haufen von »Urkeimzellen« nachweisbar, »die durch Proliferation der Gefäßwandungen sich gebildet haben«. Worauf Garbe diese Angabe der Proliferation begründet, ist mir nicht klar geworden; denn von einer Ableitung der Zellhaufen von einzelnen Entodermzellen ist bei ihm nicht die Rede und es kommt ja auch die Möglichkeit einer Einwanderung der Urgenitalzellen schon deshalb in Betracht, weil wir bereits an den Larven ein zelliges Mesoderm finden, während ein solches bei den Hydroiden überhaupt ganz fehlt (von gewissen Ausnahmen bei den Siphonophoren [Chun] abgesehen). Bei den Spongien legen sich z. B. die mesodermalen Urgenitalzellen bei der Entwicklung zu Genitalzellen nicht selten aufs innigste ans Enterodermepithel an (z. B. bei *Sycon*), zweifellos weil sie hier günstige Entwicklungsbedingungen finden.

Der Gedanke, daß die Genitalzellen mesodermaler Herkunft sein dürften, ist mir seinerzeit aufgestiegen, als ich die eigentümliche Art, wie die Gonaden ins Enteroderm eingelagert sind, wahrnahm. R. Hertwig hat bereits darauf hingewiesen, daß sich beide Gewebe ziemlich scharf voneinander abheben; doch muß ich offen gestehen, daß an den lateralen Randpartien der Gonaden die Abgrenzung keine übermäßig scharfe ist, wie schon daraus hervorgeht, daß man bei *Beroë* einzelne Spermogonienballen isoliert, neben der eigentlichen Gonade, in der Tiefe des Epithels, dort wo die Röhrenverzweigungen abgehen, finden kann und ja auch die oben beschriebenen Urgenitalzellen einzeln im seitlichen und auch im innern Entoderm vorkommen. Aber was in hohem Maße bemerkenswert ist, ist folgendes. Die Gonaden bestehen nicht aus losen Massen von Genitalzellen, die zwischen die einzelnen Entodermzellen sich einschieben und von diesen durchbrochen werden, was ja für die Hydroidengonaden gilt; sondern sie schieben sich vielmehr als einheitliche kompakte Masse ins Enteroderm ein und werden von dessen Zellen in toto umgriffen. Sie sind völlig solide, gesonderte Organe, die subepithelial zum Enteroderm liegen und es breit vorwölben, deren Elemente aber nicht basiepithelial sich zwischen den Enterodermzellen verteilen. Garbe hebt hervor, daß an Jugendstadien die Genitalzellen »nicht in das Lumen der Gefäße hineingepfropft sind, sondern das Lumen der

Gefäße sichelförmig umgreifen«. Ferner ist zu erwähnen das Vorkommen eines Genitalsinus an den Gonaden verschiedener Formen. Bei *Beroë* fehlen Sinusbildungen vollständig. Sie kommen z. B. vor bei *Callianira* (an den Hoden), wo HERTWIG sie auf die Säckchen zurückführte, welche Ansicht aber von CHUN angefochten wird. Nach CHUN sind die Sinusbildungen, die er auch bei andern Formen (*Bolina* z. B.) konstatierte, selbständige Gefäße, die mit den Genitalröhren lokal zusammenhängen, also Teile des Enterons (bei CHUN des »cölenterischen Apparates«); auch die HERTWIGschen Verbindungsstränge zum Ektoderm hin werden von ihm als entodermale Divertikel gedeutet. GARBE bestreitet im Gegensatz zu CHUN die Verbindung der Sinus mit den Rippenröhren; nach ihm handelt es sich (*Pleurobrachia*) um eine sekundäre Bildung innerhalb der Gonade, der er keine besondere morphologische Bedeutung zuschreibt. Ich möchte nun doch eine solche Bedeutung annehmen. Wo ein Sinus ausgebildet ist, würde er aus einer inneren Wand, welche die Gonade bildet und das Enteroderm gegen das Lumen der Röhren vorbuchtet, und aus einer äußeren, von Plattenepithel gebildeten Wand, die beide seitlich ineinander umschlagen, gebildet sein. Somit erschiene die Gonade eigentlich als ein Schlauch mit einseitiger Anhäufung der Genitalzellen. — Wie schon bemerkt, fehlt bei *Beroë* jede Spur einer Sinusbildung. Hier ist auch die Anordnung des Gonadengewebes derart, daß von einer Schlauchbildung nicht im entferntesten geredet werden kann. Die Gonaden gleichen vielmehr Bändern, die der Länge nach zusammengefaltet sind. Die Faltenkante wendet sich gegen innen und treibt das Röhrenepithel vor; die laterale Faltenhälfte enthält die jungen Elemente und zwar finden sich die jüngsten Zellen dort, wo das äußere Röhrenepithel in das laterale umbiegt. Die mediale Hälfte enthält die reiferen Zellen; bei den weiblichen Gonaden keilt sich nun noch, wie erwähnt, der Drüsenzellstreifen, von außen her, zwischen beide Faltenhälften ein. In jenen Fällen demnach, wo die Gonade schlauchförmig ist, müßte sie eine abweichende Beschaffenheit haben.

Berücksichtigen wir nun die oben mitgeteilten Befunde über die Identität der von mir als Urgenitalzellen gedeuteten Elemente im Enteroderm mit gewissen embryonalen Gallertzellen, so ist die Entstehung der Gonade vom Mesoderm aus als im höchsten Maße wahrscheinlich zu betrachten. Es lassen sich aber noch weitere Gründe in gleicher Hinsicht anführen. Besonders wichtig erscheinen mir die Befunde WILLEYS an *Ctenoplana Korotneffi.*

Willey fand die Hoden (Ovarien wurden vermißt) als Bläschen in der Umgebung kurzer Blindsäcke des Enterons (genital coeca), von deren Epithel sie sich deutlich sondern. An reifen Hoden wurden die Coeca vermißt. Willey sagt zwar, daß »the genital products appear to arise as proliferations of the walls of the coeca«; aber er tut das wohl nur in Hinsicht auf die ziemlich allgemein akzeptierte Chunsche Anschauung der Entstehung der Gonaden vom Entoderm aus. Denn der Zeichnung nach ist das enterodermale Epithel scharf vom umgebenden Gonadengewebe gesondert, und außerdem mündet, wie Willey nachwies, jeder Hoden durch mehrere selbständige Genitalgänge direkt nach außen. Dieser Befund ist äußerst wichtig, denn er zeigt uns am drastischsten die Unabhängigkeit der Gonade vom Enteroderm, in dessen Röhren hinein die reifen Zellen bei den typischen Ctenophorenformen entleert werden. Wir sehen also innerhalb der Ctenophorengruppe die Gonade in aufsteigend morphologischer Differenzierung begriffen. Berücksichtigen wir die Spongien mit (*Sycon*), so wären vier Differenzierungsschritte zu verzeichnen. Der erste zeigt die Gonade aus einzelnen mesodermalen Zellen bestehend, die sich an das Enteroderm anlegen, hier reifen und ins Enteron entleert werden (*Sycon*). Der zweite zeigt die weibliche und männliche Gonade aus Zellsträngen bestehend, die auch vom Mesoderm stammen, sich aber dicht am Enteroderm, in subepithelialer Lage, entwickeln und deren reife Produkte auch ins Enteron fallen. Die dritte Stufe zeigt zur zweiten den Unterschied, daß die Gonaden sich zu Schläuchen (Genitalsinus) entwickeln, in deren einer Wand die Genitalzellen liegen. Nach Chun kommunizieren diese Sinus mit dem Enteron, woraus aber noch nicht ohne weiteres auf ihre enterodermale Natur gefolgert werden kann; nach Garbe existiert keine Verbindung. Die vierte Stufe (*Ctenoplana*) zeigt zwar noch Anlagerung der Genitalsäcke (Hoden) an Enteronröhren (genital coeca), aber selbständige Ausmündung derselben durch eigne Genitalgänge nach außen.

Schließlich möchte ich noch, betreffs der Ableitung der Genitalzellen vom Mesoderm, wie bereits in meiner Histologie, auf die außerordentliche Eintönigkeit des Enteroderms hinweisen, die direkt an die Spongien erinnert, aber einen auffallenden Unterschied zu den Cnidariern bedeutet. Sie wurde bereits von Hertwig hervorgehoben. Im Entoderm, das richtiger, wie hier geschehen, als Enteroderm zu bezeichnen ist, finden sich nur Nährzellen, die mit Wimpern versehen sind (wohl zwei für jede Zelle, s. Fig. 6). Die kleinen Wimperzellen der

Rosetten stellen nur eine unwesentliche Modifikation des allgemeinen Typus vor. Drüsenzellen fehlen fast ganz (die Verdauung ist intracellular: METSCHNIKOFF); ebenso fehlen Muskel- und Sinneszellen (R. HERTWIG u. a.). Muskelfasern kommen zwar in longitudinalem Verlaufe an den Schlundröhren vor, die den Schlund in der Lateralebene begleiten; sie liegen hier zwischen den platten Nährzellen der äußern, an die Tentakelwurzeln grenzenden Wand und der Grenzlamelle. Trotz dieser Lage möchte ich auf Entstehung der Muskelfasern vom Mesoderm aus schließen, da auch das Ektoderm der Fasern ganz im allgemeinen entbehrt, dagegen das Mesoderm eine Fülle differenter Muskelfasern liefert, die sich nachweislich zum Teil den Epithelien innig anlegen. Wenn wir diese histologischen Tatsachen klar ins Auge fassen, so muß von vornherein die Entstehung der Genitalzellen von Entodermzellen als sehr unwahrscheinlich bezeichnet werden.

Die Bedeutung der mesodermalen Genitalzellentstehung bei den Ctenophoren kann gar nicht hoch genug veranschlagt werden. Ich habe ja die Konsequenzen daraus bereits in meinem Lehrbuch gezogen, will aber hier nochmals mit ein paar Worten auf die Verwandtschaftsverhältnisse der Ctenophoren näher eingehen. Vollkommen unhaltbar ist, wie ja schon von mancher Seite geäußert wurde (R. HERTWIG, LANG, HATSCHEK, KORSCHELT und HEIDER) die Eingliederung der Ctenophoren in den Cnidariertypus (gegen HAECKEL, CHUN, GOETTE u. a.). Es liegen anatomisch, histologisch und embryologisch fundamentale Differenzen vor, die sich auf keine Weise überbrücken lassen; sie seien im folgenden kurz aufgezählt. Der apicale Pol ist bei den Ctenophoren Sinnespol, bei den Cnidariern ist es dagegen der orale (prostomale) Pol. Die Ctenophoren schwimmen mit dem oralen voran, die Cnidarierlarven und die Medusen dagegen mit dem apicalen. Die Ctenophoren schwimmen durch Wimperung und die Muskulatur dient nur bei wenigen Formen der Lokomotion (Kriechen mit der Mundfläche bei *Lampetia*, *Ctenoplana*, *Coeloplana*), die Medusen dagegen schwimmen durch Muskelkontraktion. Die Tentakel der Ctenophoren sind dem apicalen Pol zugeordnet und strukturell ganz unvergleichbar den Tentakeln der Cnidarier, die den oralen Pol umgeben. Die Ctenophoren haben ein verzweigtes Enteron, das ausschließlich der Verdauung dient; die Cnidarier haben dagegen ein Cölenteron, das sowohl der Verdauung, als auch der Kontraktion, der Empfindung, der Propagation (Scypho- und Anthozoen) und der Bindesubstanzbildung (Stützlamelle, an deren Bildung sich übrigens auch das Ektoderm beteiligt) dient. Die

Enterodermröhren der Ctenophoren sind daher ganz unvergleichbar den Divertikelbildungen der Anthozoen (den Radialkanälen der Medusen sind sie erst recht unvergleichbar) und können nicht als »cölenterischer Apparat« (CHUN), sondern nur als Zweige des Enterons gedeutet werden. Die an ihnen befindlichen Wimperrosetten sind spezielle Differenzierungen der Ctenophoren, die nach CHUN Ausströmungsöffnungen für die ernährende Lymphe, in die Gallerte hinein, repräsentieren. — Das Epithel des Körpers und Enterons bildet weder Muskeln noch Bindesubstanz, ist daher nicht als Ektoderm und Entoderm, wie bei den Cnidariern, sondern als Epiderm und Enteroderm, wie bei den Würmern, zu bezeichnen (auch die Muskulatur der Tentakel ist als mesodermale aufzufassen, siehe meine Histologie). Die Ctenophoren haben ein echtes Mesoderm, das embryonal vom Ektoderm aus entsteht; die Cnidarier aber nicht. Vom Mesoderm der Ctenophoren werden die Muskulatur, das Bindegewebe und die Gonaden, ganz wie bei den Würmern, gebildet. Wie ich bereits in meiner Histologie anführte (S. 185), hat HATSCHEK festgestellt (unpublizierte Befunde), daß die von METSCHNIKOFF angegebenen Mesodermanlagen, die sich vom sog. Entoblast abgliedern sollen, nichts anders als die Anlagen der Tentakelröhren sind. Das Mesoderm entsteht vielmehr, wie schon erwähnt, vom Ektoderm aus und zwar am Urmundrande. — Das Epiderm der Ctenophoren produziert keine Nesselzellen, dagegen an den Tentakeln die eigenartigen Greifapparate, die Bildungen vollkommen andrer Art sind (siehe meine Histologie). Die sog. Nesselzellen der *Euchlora* (CHUN) sind so zweifelhafte Gebilde, daß sie zur Zeit besser unberücksichtigt bleiben. — Die Furchung der Ctenophoren ist eine determinierte, die der Cnidarier eine indeterminierte.

Wenn derart von irgend welch verwandtschaftlicher Beziehung der Ctenophoren zu den Cnidariern nicht die Rede sein kann, so scheint mir dagegen wirkliche Verwandtschaft zu den Spongien vorzuliegen. Zwar widerspricht dieser Hypothese auf den ersten Blick auffällig die geringe Differenzierung der Spongiengewebe, die Festsetzung der Larve mit dem Mundpol, der Besitz von isolierten enterodermalen Kammern mit Prosopylen und Apopylen, von Dermalporen und Oscula, ferner der Mangel von Sinnesorganen am apicalen Pol und die Bildung eines Kalk- oder Kieselskeletts bei den Spongien. Aber trotzdem gelingt es, wesentliche verwandte Züge nachzuweisen, die meiner Ansicht nach weit schwerer wiegen. Die Spongien besitzen wie die Ctenophoren ein echtes Mesoderm, das in engster genetischer

Beziehung zum Ektoderm steht. Es enthält Vorstufen der Muskelzellen (kontraktile Faserzellen), Bindezellen und Genitalzellen; die Skleroblasten sind eine Besonderheit der Spongien. Das Epithel der verdauenden Räume (Geißelkammern = Enteromeren, ich, 1902) ist als Enteroderm, wie bei den Ctenophoren, zu bezeichnen; seine Ausbildung als Kragenzellepithel ist ebenfalls eine Besonderheit der Spongien, der aber kein Gewicht beizulegen ist, da Kragenzellen auch im Enteroderm andrer Metazoen vorkommen (siehe meine Histologie, S. 27). Die Vielgliedrigkeit des Enterons der Ctenophoren knüpft vielleicht an die Vielteiligkeit desselben Organsystems bei den Spongien an; auch könnte man die Ausströmungsöffnungen der Enteronröhren auf die Ostien (Apopylen) der Geißelkammern beziehen. Die Tentakeln und Sinnesorgane der Ctenophoren sind Besonderheiten dieser Gruppe; sie stehen in Beziehung zum apicalen Pole, der aber, wie bei den Spongienlarven, beim Schwimmen der hintere ist. Eine Besonderheit der Ctenophoren ist ferner der Schlund, der aber doch vielleicht phylogenetisch zum ektodermalen Kanalsystem der Spongien in Beziehung steht. Um diese Ähnlichkeiten und Differenzen eingehender würdigen zu können, wäre es nötig, ausführlich auf Bau und Entwicklung der Spongien einzugehen, was hier nicht möglich ist; ich verweise in dieser Hinsicht auf meine Histologie. Alles in allem halte ich an der dort aufgestellten Vereinigung der Spongien und Ctenophoren zu einer einheitlichen Radiatengruppe (Dyskineten), neben den Cnidariern, die allein typische Cölenteraten im Sinne Leuckarts sind, durchaus fest.

In den Ctenophoren ist die Wurzel der Zygoneuren zu suchen. Diese von A. Lang begründete Anschauung hat sich ja nach und nach so viele Freunde erworben, daß ich hier nicht näher darauf einzugehen brauche. Ich hebe nur hervor, daß sie einerseits durch den Hatschekschen Befund über die ausschließliche Entstehung des Mesoderms vom Ektoderm der Larve aus, anderseits durch den hier mitgeteilten Befund über die Ableitung der Gonade vom Mesoderm gewichtige Stützen empfangen hat.

Wien, im November 1903.

Literaturverzeichnis.

1880. C. Chun, Die Ctenophoren des Golfes von Neapel. In: Fauna Flora Golf Neapel. Bd. I.
1892. —— Die Dissogonie, eine neue Form der geschlechtlichen Zeugung. In: Festschrift Leuckart. Leipzig.
1898. —— Die Ctenophoren der Plankton-Expedition. In: Ergebn. Plankton-Exped. Bd. II.
1901. A. Garbe, Untersuchungen über die Entstehung der Geschlechtsorgane bei den Ctenophoren. In: Diese Zeitschr. Bd. LXIX.
1880. R. Hertwig, Über den Bau der Ctenophoren. In: Jen. Zeitschr. Naturwiss. Bd. XIV.
1885. E. Metschnikoff, Vergleichende embryologische Studien. 4. Über die Gastrulation und Mesodermbildung der Ctenophoren. In: Diese Zeitschr. Bd. XLII.
1892. P. Samassa, Zur Histologie der Ctenophoren. In: Arch. mikr. Anat. Bd. XL.
1893. —— Über die Entstehung der Genitalzellen der Ctenophoren. In: Verh. Nat.-Med. Ver. Heidelberg. Bd. V.
1902. K. C. Schneider, Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere. Jena.
1899. A. Willey, On Ctenoplana. In: Quart. Journ. Micr. Sc. (2.) V. XXXIX.

Erklärung der Abbildungen.

Sämtliche Figuren sind von *Beroë ovata* nach Schnitten mit dem Zeichenapparat gezeichnet. Außer Figg. 4 und 6, die mit Ocular 4 und Objektiv 7 gezeichnet wurden, sind alle anderen Figuren mit Ocular 4 und der homogenen Immersion 1/12 (System Leitz) gezeichnet.

Allgemein gültige Abkürzungen:

ke, Kern;
v, Vacuole;
urg.z, Urgenitalzelle;
x, Lymphzelle (?);
En, Enteroderm;
L, Lamelle;
m.f, Muskelfaser;
B.S, Bindesubstanz;
Gr.S, Grundsubstanz;
do.k, Dotterkorn;
wi, Wimpern.

Tafel XXIV.

Fig. 1—3. Freie Urgenitalzellen in der Gallerte.

Fig. 4—6. Urgenitalzellen im Enteroderm der Rippenröhren, und zwar im lateralen Epithel. In Fig. 6 Teilung des Zellleibes.

Fig. 7. Urgenitalzelle in einer Vacuole des medialen Epithels (Rippenröhre).

Fig. 8. Urgenitalzelle im inneren Epithel, dicht an der Grenzlamelle (Rippenröhre). Lamelle schräg getroffen, L^1 bezeichnet die tiefer liegende Kontur.

Fig. 9. Urgenitalzelle einwandernd aus Gallerte in Epithel einer Rippenröhre.

Fig. 10. Lymphzellen (?) aus der Gallerte, zum Teil mit Kernteilungsfiguren.

Fig. 11. Typische Bindezelle der Gallerte.

Beiträge zur Kenntnis von Amphilina foliacea.

Von

Dr. W. Hein.

(Aus dem zoologischen Institut der Universität Tübingen.)

Mit Tafel XXV und XXVI.

Nach Erscheinen der Arbeit von Salensky (15) im Jahre 1874 sind eingehendere Untersuchungen über *Amphilina foliacea* nicht angestellt worden. Es schien daher erwünscht, besonders nach den Befunden, welche Blochmann an Cestoden und Trematoden (2) vor einigen Jahren mitteilte, auch bei einer Cestodarie, welche wie *Amphilina*, lange in ihrer systematischen Stellung zweifelhaft erschien, die Verhältnisse des Epithels und der Muskelsysteme mit Hilfe der neuen Technik einer eingehenden Durchsicht zu unterziehen. Gleichzeitig hatte ich Gelegenheit über das Exkretions- und andre Organsysteme genauere Untersuchungen anzustellen, deren Ergebnisse in folgendem ebenfalls mitgeteilt werden sollen.

Ich nehme die Gelegenheit wahr, Herrn Prof. Blochmann, welcher mir die Untersuchung vorschlug und durch stete Förderung und mannigfache Anregung zum Fortgang der Arbeiten wesentlich beitrug, meinen aufrichtigen Dank auszusprechen. Auch verdanke ich Herrn Prof. Blochmann das Sublimat-Material, welches er mir in freundlichster Weise zur Verfügung stellte.

Ein Versuch, einige lebende Exemplare zu erhalten, schlug fast ganz fehl, da *Amphilina* in der Leibeshöhle des Sterlets gefunden wird und dieser Fisch vor allem schwer zu erlangen ist, außerdem aber nur spärlich, häufig überhaupt nicht infiziert ist. Das eine mir lebend zur Verfügung stehende Exemplar habe ich in einem von vier Sterlets, welche zur Untersuchung gelangten, im vorderen Teil der Leibeshöhle zwischen den Leberlappen gefunden.

Bringt man die lebenden Tiere in physiologische Kochsalzlösung,

so sind in kurzer Zeit schwache Kontraktionen zu konstatieren, welche wellenartig von hinten nach vorn über den Körper des Wurms verstreichen. Die Kontraktionen sind zu schwach, um auf glattem Untergrund eine Fortbewegung zur Folge zu haben. Der endständige Saugnapf bleibt bei diesen Kontraktionen in Ruhe und scheint seine ursprüngliche Funktion als Haftorgan verloren zu haben. Wenigstens bei dem geschlechtsreifen Tiere, wie ich es zu beobachten Gelegenheit hatte, war eine aktive Tätigkeit des Saugnapfes nicht zu bemerken. Auch in der Leibeshöhle ihres Wirtes liegen die Würmer frei und nicht festgeheftet, so daß sie »deswegen ohne jeden Widerstand herausgenommen werden« können (15, S. 294). Nach kurzer Zeit erfolgte, wahrscheinlich durch die Kontraktionen des Körpers, eine Ablage von 15—17 Eiern, welche sich in der Zeit von 48 Stunden, während welcher ich das Tier in schwacher Chloralhydrat-Lösung hielt, noch dreimal wiederholte. Nachdem die Kontraktionen äußerst schwach geworden waren, scheint die Behandlung mit den Reagentien die weiteren Ablagen verursacht zu haben.

Im Anschluß an die beigegebenen Zeichnungen werde ich im folgenden meine Befunde über das Epithel, die Hautmuskulatur, das Parenchym, das Exkretionsorgan und die Geschlechtsorgane mitteilen, gleichzeitig werde ich noch einige andre Beobachtungen, welche ich an meinen Präparaten machte und welche mit denen früherer Autoren in Widerspruch stehen, kurz erwähnen.

Die Oberfläche von *Amphilina foliacea* zeigt schon bei schwacher Vergrößerung kleine polygonale, meist sechseckige Grübchen, welche eng nebeneinanderliegend und den ganzen Körper bedeckend eine wabenartige Struktur der äußeren Bekleidung des Wurmes erkennen lassen. Schon WAGENER (17) hat diese Eigentümlichkeit beobachtet und GRIMM (8) führte sie auf zellenartige Körperchen zurück, welche durch ihre eigenartige Form dem Tier das beschriebene Aussehen verleihen sollten. Erst SALENSKY (15, S. 295) hat die wahre Natur dieser Erscheinung in Form von Grübchen erkannt und richtig beschrieben.

Lebende Exemplare lassen diesen Bau der Körperoberfläche weniger deutlich zutage treten, als konserviertes Material, bei welchem die mehr oder weniger immer auftretenden Kontraktionen und Schrumpfungen durch Fixations- und Konservierungsmittel die Konturen der einzelnen Waben schärfer hervortreten und dadurch die Grübchen deutlicher werden. Die Vertiefungen sind durch schmale wall- oder dammartige Wülste voneinander getrennt. Die Wülste

scheinen mit Muskelfasern in Verbindung zu stehen (s. u.), welche die Ausdehnung der Grübchen in Tiefe und Breite bis zu einem gewissen Grade zu variieren vermögen. Wenigstens kann man an lebenden Tieren beobachten, daß unabhängig von Kontraktionen des Körpers die Waben ihre Gestalt zeitweilig in einem oder dem andern Sinne ändern. Es erscheint daher nicht unwahrscheinlich, daß die oberflächlichsten Schichten der Tiere bei Fortbewegungen in engen Grenzen aktiv einzugreifen imstande sind.

Nach den Untersuchungen BLOCHMANNS unterlag es keinem Zweifel, daß bei *Amphilina* ein wahres Epithel zu erwarten war. Nach ihm (2, S. 3) versteht man »unter äußerem Epithel eine Zellschicht, die entweder selbst die äußere Oberfläche des Tierkörpers begrenzt, oder auf ihrer Oberfläche eine vom Zellplasma chemisch mehr oder weniger differente Membran erzeugt, die dann ihrerseits den äußeren Überzug des Körpers bildet«. An *Ligula* (2) und *Triaenophorus* (19) sind die Verhältnisse untersucht und *Amphilina* schließt sich denselben eng an, wenn auch hier die Epithelzellen einen komplizierteren Bau zeigen als die oben genannten Formen.

Wenn meine Befunde mit denen SALENSKYS nicht übereinstimmen, so liegt es wohl zum größten Teil an den veränderten Umständen, unter denen die Untersuchungen vorgenommen wurden. SALENSKY (15) unterscheidet vier Schichten der Haut: Die Cuticular-, Haut-, Körner- und Drüsenschicht. Die Cuticularschicht zeigte sich ihm als »allerfeinste Membran«. »Die Existenz der Cuticula kann man nur dadurch ersehen, daß die darunterliegende Hautschicht nach außen mit einer feinen Kontur abgegrenzt ist« (S. 299). Die Hautschicht besteht nach ihm aus einer »feinkörnigen Substanz, die eigentlich die Hauptmasse dieser Schicht bildet« (S. 300). Neben dieser feinkörnigen Substanz finden sich noch Fasern, die »in verschiedenen Richtungen« ziehen und nur als »feinste Fibrillen, an denen keine Struktur zu unterscheiden ist«, sich zu erkennen geben. Ferner beschreibt SALENSKY Kerne in der Hautschicht, die in geringer Zahl einzeln zerstreut liegen, nach innen aber an Zahl sehr stark zunehmen, so daß er die folgende Schicht mit dem Namen »Körnerschicht« belegen zu müssen glaubte. Ein weiterer Grund zu dieser Trennung in eine dritte Schicht waren die Muskelsysteme, welche zwischen Haut und Körnerschicht hindurchziehen. »Die ganze Körnerschicht stellt ein Gewebe dar, das aus zusammengeflossenen Zellen besteht und die Kerne als Reste der früher gesonderten Zellen enthält« (S. 301). Diese Kerne sind denen der Hautschicht durchaus ähnlich.

Die Drüsenschicht endlich besteht aus kolbenförmigen Drüsenzellen, die »mit ihren erweiterten Körperenden schon außerhalb der Körnerschicht liegen« (S. 302). Die Drüsen sollen »röhrenförmige Ausläufer« besitzen, welche »die Hautschicht durchsetzen und sich als Ausführgänge der Drüsen erweisen«.

Nach meinen Untersuchungen wird der äußere Überzug von einer Cuticula dargestellt, welche, die wabenartigen Vertiefungen der Körperoberfläche auskleidend, den ganzen Körper in nahezu gleicher Dicke umgibt. Einzelne Schichtungen in derselben sind nicht zu erkennen, wohl aber an dünnen Schnitten eine feine radiäre Struktur, welche die Cuticula in ihrer ganzen Tiefe durchsetzt. Wenn auch chemisch die ganze Masse der cuticularen Substanz auf Färbemittel usw. nahezu gleichartig reagiert, so scheint doch physikalisch die äußere Schicht der Cuticula von der innern verschieden zu sein; sie besitzt eine geringere Elastizität und zeigt an kontrahierten Stellen auf Schnitten häufig kleine Knickungen, während die innere Schicht genug Biegsamkeit besitzt, um den einzelnen Windungen und Falten nachzugeben.

An die Cuticula treten feine Fortsätze von Zellen heran, welche tief in das Innere des Tieres hineingerückt sind. Diese Zellen liegen im Parenchym eingebettet als kolben- bis bläschenförmige Gebilde mit deutlichem meist zentral gelagertem Kern und Kernkörperchen. Sie liegen in ihrer Hauptmasse gleich denen der andern Cestoden innerhalb der peripheren Muskelsysteme. Die Verbindung mit der Cuticula wird durch Fortsätze hergestellt, welche, in Ein- oder Mehrzahl, als relativ kräftige Äste aus den Zellen nach außen entspringen, die Muskellagen durchbrechen und dann unter starker unregelmäßig-dichotomischer Verästelung sich in eine große Zahl feiner und feinster Fäden ausziehen, welche dann einzeln an die Cuticula herantreten (Fig. 1 und 2). Häufig verhindern die Muskelbündel den direkten Durchtritt der Protoplasmafortsätze und bewirken, daß dieselben auf kurze Strecken von ihrer Richtung nach der Oberfläche abweichen und die Muskelbündel begleiten, bis die Konstellation der einzelnen Muskelsysteme den Durchtritt gestattet. Die starke Verästelung der Protoplasmaausläufer führt zu einem nahezu unentwirrbaren Geflecht, dessen einzelne Endfäden mit einer kleinen trichter- oder kegelförmigen Verdickung die Basalmembran durchbrechend mit der Cuticula in Verbindung stehen. Ob zwischen den einzelnen Ausläufern und Fäden der Fortsätze Anastomosen vorkommen, ließ sich der Feinheit der Objekte wegen nicht mit Sicherheit feststellen. Er-

schwert wird die Lösung dieser Frage noch durch den Umstand, daß Ansammlungen von Plasmakörnchen und Klümpchen, welche häufig und von Stelle zu Stelle die feinen und aus einer scheinbar homogenen Plasmamasse bestehenden Fäden und Bälkchen unregelmäßig knotenartig anschwellen lassen, das mikroskopische Bild stark beeinträchtigen und selbst auf dünnen Schnitten das Verfolgen der einzelnen Fäden auf weitere Strecken hin meist unmöglich machen.

Die äußerst feine Verteilung der Protoplasmaausläufer wird nach den Figuren 1 und 2 erst ersichtlich, wenn ich erwähne, daß die Schnitte, nach welchen die Zeichnungen gefertigt sind, 5 μ nicht überschreiten. Da die Entfernung in Fig. 1 vom Punkt x bis zum Punkt y 9 μ beträgt, so ist in Wirklichkeit die dendritische Verteilung der Ausläufer um das Mehrfache größer als ein Schnitt zeigen kann, da die andern Ausläufer auf dem vorhergehenden und folgenden Schnitt anzutreffen sind.

Die Länge der Fortsätze vom Zellkörper bis zur Cuticula unterliegt großen Schwankungen, ebenso wie die Masse der eigentlichen Zellkörper inkonstant ist. Ersteres hängt naturgemäß mit den Erhöhungen und Vertiefungen der Oberfläche zusammen, da die Lage der Zellen selbst nicht von der Wabenstruktur der Oberfläche, sondern vielmehr von dem Hautmuskelschlauch beeinflußt wird. Die Zellen liegen häufig eng zusammengedrängt innerhalb der Muskelsysteme in einer mehr oder minder kontinuierlichen Schicht zusammen und können sehr leicht stellenweise einen mehrschichtigen Eindruck machen, da sie durch den gegenseitigen Druck häufig mehr nach der inneren oder äußeren Seite aus ihrer normalen Lage herausgedrängt erscheinen.

Die beschriebenen Zellen stellen die Epithelzellen von *Amphilina* dar.

Die eigentümliche Erscheinung, daß die Epithelzellen von Cestoden und Trematoden in die Tiefe gerückt sind, ist von Blochmann erkannt und später auch von Zernecke (19) mitgeteilt worden. Die Länge und die starke Verästelung der Epithelzellenausläufer scheint *Amphilina* vor *Ligula* (2) und *Triaenophorus* (19) auszuzeichnen, welche in der einen oder andern Beziehung um das Mehrfache hinter *Amphilina* zurückbleiben. *Ligula* hat spindelförmige Epithelzellen mit sehr langen Fortsätzen, welche zwar in Mehrzahl, aber immerhin in nur beschränktem Maße auftreten (2, Taf. I und II, Figg. 2, 3, 5, 6) und *Triaenophorus* besitzt zylindrische Zellen, welche »nebeneinander senkrecht zur Cuticula angeordnet sind« und durch die

»äußern Muskellagen feine Fortsätze zur Cuticula« entsenden. Die Fortsätze sind hier, ebenfalls in Mehrzahl, sehr kurz, sie erreichen (19, Figg. 43 und 45) kaum die Länge eines Drittels des größten Durchmessers des Zellkörpers.

Daß in der Tat die oben beschriebenen Zellen bei *Amphilina* epithelialer Natur sind und die Cuticula als wahre Cuticula aufzufassen ist, geht daraus hervor, daß die Cuticula vollständig kernlos ist, und die in das Innere gerückten Epithelzellen, durchaus verschieden von denjenigen des Parenchyms, sich in die beschriebenen Ausläufer ausziehen, welche mit der Cuticula in direktem Zusammenhang stehen. Die Cuticula erscheint dann als das Produkt der in die Tiefe gerückten und mit zahlreichen Protoplasmaausläufern an sie herantretenden Epithelzellen. Wenn zwischen den Zellkörpern und der Cuticula die Muskelsysteme eingelagert sind und die Interpretation an ausgebildeten Tieren zuerst erschweren, so ist dies das Resultat des frühzeitigen Vordringens der Zellen in das Innere. Blochmann (2) hat die hier in Betracht kommenden Verhältnisse beleuchtet und sie mit Befunden bei andern Tierklassen in Verbindung gesetzt. Seine Befunde an *Ligula* sowie diejenigen von Zernecke an *Triaenophorus* und auch die oben beschriebenen Verhältnisse bei *Amphilina* bestätigen die Existenz eines Epithels, wie es den Cestoden lange vorenthalten wurde. Ich glaube auf die ausführlicheren Mitteilungen der beiden angeführten Autoren zurückweisen zu können. Gerade das Vorkommen ganz ähnlicher Verhältnisse bei einer so aberranten Form, wie sie *Amphilina* unter den Cestoden darstellt, dürfte als weiterer Beitrag zur Beurteilung der Epithelfrage der Bandwürmer nicht unerwünscht sein.

Nimmt man nun Salenskys Abbildung (Taf. XXIX, Fig. 8) zur Hand, so ersieht man aus ihr, abgesehen von der Cuticula, welche nur als Umriß gezeichnet ist, daß Salenskys »Hautschicht« der peripheren Region entspricht, wo die Ausläufer der Epithelzellen sich verästeln und das enge oben beschriebene Geflecht bilden, bevor sie an die Cuticula herantreten. Sein Bericht von der Existenz der »feinkörnigen Substanz« beruht auf den knotenartigen Anschwellungen der einzelnen feinen Fäden der Ausläufer, und die Fasern, welche er hier fand, sind teils auf eigentümliche Fasern zurückzuführen, welche nach allen Richtungen parallel der Cuticula sich hinziehen (s. Muskeln), teils auf die Endigungen der Dorsoventralmuskeln, welch letztere auch schon bei Salensky Erwähnung finden. Der Umstand, daß Muskellagen die »Hautschicht« von der »Körnerschicht« trennen,

zeigt, daß SALENSKY unter »Körnerschieht« die Lage der Epithelzellen selbst versteht, soweit sie mit ihren halbkugeligen kompakten Zellkörpern innerhalb der Muskellagen sich befinden. Wenn er diese Kerne, wenn auch nur in geringerem Maße, schon in der »Hautschicht« vorfand, so liegt hier ein Irrtum vor, der, wie ich gelegentlich der Besprechung des Parenchyms zeigen werde, zur Zusammenfassung ungleichnamiger Elemente führte. Während die Kerne der »Körnerschicht« den Epithelzellen angehören, — ja vielleicht nach den Abbildungen zu urteilen, teilweise die Epithelzellen selbst darstellen, — sind die Kerne der Hautschicht parenchymatösen Ursprungs, sie sind Kerne von Bindegewebszellen. Die Auffassung, daß die Kerne der »Körnerschicht« Reste von »zusammengeflossenen Zellen« sind, kann sehr wohl durch die Tatsache hervorgerufen sein, daß die Epithelzellen sehr dicht zusammengedrängt liegen und bei unzulänglichen Tinktionen und Schnitten ihre Grenzen nicht zu erkennen geben. An demselben Umstand scheint es auch zu liegen, wenn SALENSKY noch von einer vierten Schicht, einer »Drüsenschicht« sprechen zu müssen glaubt. Die von ihm als Drüsen gedeuteten Gebilde (Fig. 2 *Drsch*) sind die halbkugeligen Enden derjenigen Epithelzellen, welche durch den gegenseitigen Druck aus der Reihe ihrer Nachbarzellen nach innen gedrängt sind und durch ihre mehr oder weniger große Isolierung, im Parenchym gelagert, an den bläschenförmig angeschwollenen Enden die körnige Struktur ihres Protoplasmas unverhältnismäßig besser erkennen lassen, als die zwischen andern eingelagerten Epithelzellen. Die Fortsätze, welche diese aus der normalen Lage und nach innen gedrängten Zellen an die Cuticula entsenden und welche sich zwischen den andern Epithelzellen hindurch drängen, erwecken sehr leicht die Vorstellung von sich verjüngenden Ausführgängen, womit für SALENSKY der Auffassung typischer Drüsenzellen nichts mehr im Wege zu liegen schien.

Durch die Auflösung der »feinkörnigen Substanz« der »Hautschicht« in mit Protoplasmaklümpchen besetzte Fäden und Bälkchen und durch den Nachweis, daß diese Fäden, von den Epithelzellen herstammend mit der Cuticula in Verbindung treten, ist naturgemäß die Auffassung der ganzen oberflächlichen Region von *Amphilina* eine andere geworden. Wir sehen unter den peripheren Muskelzügen ansehnliche sackartig aufgetriebene Zellen mit großen Kernen und reichlichem Protoplasma. Die Zellen entsenden einige Ausläufer, welche die Muskelsysteme durchbrechen, sich dann in eine große

Menge feiner und feinster Ästchen und Fäden rasch auflösen und in feinster Verteilung an die Cuticula herantreten.

In bezug auf die Anordnung der Muskelbündel ist zunächst mitzuteilen, daß man vier verschiedene Systeme am Hautmuskelschlauch von *Amphilina foliacea* unterscheiden kann, denen sich die Parenchymmuskeln in Form der Dorsoventralmuskeln und der Retraktor des Saugnapfes angliedern.

Die vier Muskelsysteme des Hautmuskelschlauchs sind von außen nach innen:

1) die subcuticulare Muskulatur;
2) die Längsmuskulatur;
3) die Diagonalmuskulatur und
4) die Transversalmuskulatur.

Die subcuticulare Muskulatur ist am schwächsten von allen Systemen ausgebildet. Sie besteht aus einzelnen Fasern, die in ihren Lagebeziehungen scheinbar unregelmäßig angeordnet, bald die Richtung der Längsmuskeln, bald die der Transversal- oder Diagonalmuskeln verfolgen. Auf Flächenschnitten (Fig. 3), wo die Fasern sich am übersichtlichsten darstellen lassen, sieht man, daß die einzelnen Fasern innerhalb der Ebene, in der sie verlaufen, an irgendwelche Richtungen im Verhältnis zum Wurmkörper nicht gebunden sind. An Längs- und Querschnitten läßt sich feststellen (Fig. 4), daß diese einzelnen Fasern, die in Länge je nach den Kontraktionszuständen der durchschnittenen Körperregion sehr stark variieren, mit ihren Enden an der unter der Cuticula verlaufenden Basalmembran inserieren. In der beigegebenen Figur sieht man links drei solcher Insertionspunkte abgebildet, während die Enden der Fasern rechts auf dem folgenden Schnitt anzutreffen sind. Günstige Stellen dünner Schnitte lassen ferner erkennen, daß die Muskelfasern sich meist dort vorfinden, wo die wall- oder dammartigen Erhöhungen der Oberfläche sich erheben, welche die weiter oben beschriebenen wabenartigen Vertiefungen voneinander trennen.

Wenn ich gelegentlich der Besprechung der oberflächlichen Schichten des Wurmkörpers glaubte, denselben bei der Lokomotion in beschränktem Maße eine aktive Rolle zuerkennen zu müssen, so beruht diese Auffassung neben direkten Beobachtungen am lebenden Tier auf dem Vorhandensein dieser Muskelfasern, welche nach ihrer Lage und ihren Insertionspunkten dem Wurm ermöglichen bei seinen Bewegungen die wabenförmigen Grübchen der Oberfläche zu vertiefen oder abzuflachen.

Die muskulösen Elemente, die nicht selten stellenweise spiralig aufgewunden sind, zeigen sich immer als einzelne isolierte Fasern; mehrere zu einem Bündel vereinigt, wie es die andern Muskelzüge des Hautmuskelschlauches aufweisen, traf ich nicht an. Kerne oder Protoplasmareste, welche einen Aufschluß über die Entstehung dieser Fasern hätten geben oder Vermutungen hätten nahelegen können, konnten nicht ermittelt werden. Die Verschleierung des mikroskopischen Bildes durch das enge Geflecht der epithelialen Zellfortsätze in Verbindung mit den protoplasmatischen knotenförmigen Anschwellungen der einzelnen Fäden läßt Details nur unsicher erkennen.

Der Lage dieser Fasern nach wäre ein Ringmuskel zu erwarten, welcher bei Cestoden als äußerste Muskellage auftritt. Die Auffassung, daß die Ringmuskellage als solche sich in ihre einzelnen Fasern aufgelöst hat und zu der eigentümlich gestalteten Oberfläche in die angeführten Beziehungen getreten ist, wäre ohne weiteres nicht von der Hand zu weisen, wenngleich es auch nicht vorerst ohne Schwierigkeiten zu erklären bliebe, daß die Fasern neben der Auflösung des Ringmuskels ebenfalls ihre Richtungen je nach den Umständen der Körperoberfläche angepaßt haben. Die Tatsache, daß die äußeren Muskelfasern den ganzen Körper umfassen und auch an den Stellen zur Ausbildung gelangen, wo die obere Körperfläche des Wurmes in die untere (ventrale) übergeht, ließe sich zugunsten der Ringmuskulatur dieser subcuticularen Muskelfasern heranziehen. Der Gedanke, daß diese Faserlage vielleicht auf Rudimente früherer Stachelmuskeln, wie sie Bettendorf bei *Distomum hepaticum* (1, S. 330) in funktionsfähiger Ausbildung beschreibt und abbildet, zurückzuführen wäre, bedarf auch der Erwägung. Entwicklungsgeschichtliche Studien dürften hier vielleicht zu einem befriedigenderen Resultat über die Herkunft dieser Muskelfasern führen.

Salensky scheint diese Fasern, welche auf den »Quer- und Längsschnitten sehr leicht wahrzunehmen sind«, gesehen zu haben. Sie »ziehen sich in verschiedenen Richtungen durch das Innere der Schicht (Hautschicht Salenskys) und erscheinen selbst bei stärkerer Vergrößerung nur als feinste Fibrillen, an denen keine Struktur zu erkennen ist« (15, S. 300). Daß jedoch diese Fasern parallel der Oberfläche verlaufen, gibt Salensky nicht an, er scheint auch die Natur dieser Fasern nicht erkannt zu haben, da er sie mit den »Verästelungen der Muskelfasern des Körperparenchyms« (Dorsoventralmuskeln) gemeinsam als Elemente der »Hautschicht« bezeichnet.

Während die zarten Muskelfasern, die ich soeben beschrieb, frei in dem Geflecht der Epithelzellenfortsätze liegen, bilden die drei andern Muskelsysteme des Hautmuskelschlauchs mehr oder weniger starke Bündel, welche, von außen nach innen an Dichtigkeit zunehmend, der angegebenen Reihenfolge nach tiefer gelagert sind, ohne jedoch aus der Region der Epithelzellenausläufer herauszutreten und die Tiefe der Epithelzellen zu erreichen. Sämtliche Muskelstränge liegen vielmehr innerhalb der ersten Verzweigungen der Epithelzellenfortsätze außerhalb der Zellregion selbst.

Von außen nach innen vorschreitend, trifft man zuerst auf die Längsmuskelbündel, diesen folgt sofort die Diagonalmuskulatur, welcher sich die Transversalmuskeln unmittelbar in ihrer Lage anschließen.

Die Längsmuskelbündel sind von den drei erwähnten Systemen am schwächsten und ihrer Bündelzahl nach am spärlichsten zur Ausbildung gekommen. Die einzelnen Fasern dieser Muskelzüge stellen langgestreckte Gebilde dar, welche, an ihren Enden sich allmählich verjüngend, mit diesen sich aneinander legen und so einen kontinuierlichen Muskelstrang bilden. In Querschnitten von Muskelbündeln läßt sich leicht an den Fasern eine äußere kontraktile Rindenschicht erkennen, welche kreisrunde, biskuit-, manchmal hufeisenförmige Gestalt aufweist. Im Innern tritt eine helle gefärbte Schicht, die Markschicht, hervor. Zwischen den einzelnen Fasern jedes Muskelbündels sieht man eine fast homogene Substanz, welche, offenbar parenchymatischer Natur, die Fasern umhüllt und von der Umgebung abschließt. Da diese Kittsubstanz an allen andern Muskelsystemen in gleicher Ausbildung wiederkehrt, will ich hier hervorheben, daß an den Dorsoventralmuskeln die Verhältnisse derselben am besten zu beobachten sind. Dort tritt besonders hervor, daß diese Kittmasse, in der die einzelnen zu einem Bündel vereinigten Fasern eingebettet liegen, nicht vollständig der parenchymatischen Grundsubstanz gleichen, sondern auf Färbemittel stärker wie die Parenchymgewebe reagieren.

Die Diagonalmuskeln, welche in beiden Richtungen schräg verlaufen, bilden durch ihre Lagerung ein Netz mit nahezu regelmäßigen Maschen, auf beiden Flächen des Körpers. Die Bündel sind um weniges stärker als die des Längsmuskelsystems, aber bedeutend häufiger; sie lösen sich in der Art der Transversalmuskeln an den Rändern des Wurmkörpers in ihre Fasern auf. Die Fasern scheinen sich ihrerseits mit denen der Diagonalmuskeln der entgegengesetzten

Seite zu verflechten. Die Struktur der Muskeln und Fasern ist dieselbe wie bei den Längsmuskeln.

Die Diagonalmuskeln sind bei Cestoden im allgemeinen nicht aufgefunden, und nur bei Trematoden zur Ausbildung gekommen. Unter den Cestoden nehmen die Querfasern von *Orygmatobothrium longicolle* nach ZSCHOKKE (20) einen abweichenden Verlauf, indem sie beiderseits schräg von oben nach unten von einem Seitenrande zum andern verlaufen und sich kreuzen. Die Diagonalmuskeln liegen wie bei *Amphilina* unter den Längsstämmen und bilden rechteckige regelmäßige Maschen. Weitere Diagonalmuskeln sind häufig an Saugnäpfen beobachtet worden, sie lassen sich jedoch zum größten Teil auf die Endigungen der Längsmuskeln zurückführen und fallen somit als Diagonalmuskelsysteme außer Betracht.

Die Transversalmuskeln, am weitesten nach innen gelegen, stellen die am stärksten entwickelten Muskelstränge dar. Die einzelnen Muskelbündel liegen nahe aneinander, und lassen nur geringe Lücken zwischen sich frei, ebenso ist die Zahl der Fasern, welche in den Bündeln vereinigt sind, um das Mehrfache größer als bei den vorher beschriebenen Systemen.

Schon GRIMM (8) versuchte die Muskellagen des Hautmuskelschlauchs von *Amphilina foliacea* zu zergliedern und gab Quermuskeln als die äußerste Muskellage an. SALENSKY fand dann die Längsmuskeln außen, denen nach innen zu die Quermuskellage (Transversalmuskel) folgen sollte. Nach seinen Mitteilungen muß man annehmen, daß SALENSKY auch die Diagonalmuskulatur gesehen hat und nur in Ermangelung guter Flächenschnitte, welche die Verhältnisse am prägnantesten klarlegen, davon abgestanden hat, eine weitere Gliederung vorzunehmen. So scheint es wenigstens, wenn er schreibt: »Die Längsmuskellage besteht aus Muskelfasern, die in verschiedenen Richtungen schief und doch parallel der Längsebene des Tieres verlaufen. Danach könnten zwei Arten unterschieden werden, die einen von rechts nach links und die andern in entgegengesetzter Richtung verlaufend. Man könnte noch eine dritte gerade Richtung annehmen, aber die Fasern, welche dieser letzteren folgen, existieren nur in sehr beschränkter Zahl. Beide Arten von Fasern kreuzen sich in ihrem Verlauf und bieten somit ein Fasernetz dar, das also die obere Lage der Muskelschicht bildet. Die Richtung, in welcher die Quermuskelfasern (Transversalmuskel d. Verf.) verlaufen, kann man auch nicht als genau äquatorial bezeichnen. Sie weicht davon ab, so daß die Muskelfasern nicht zueinander parallel

gestellt sind, sondern sich unter gewissem Winkel kreuzen, und dadurch ebenfalls ein Netz bilden, welches vom Längsfasernetz nach innen liegt« (S. 302). Allerdings läßt die von SALENSKY gegebene Fig. 8 darauf schließen, daß die Längs- und Diagonalmuskeln, soweit sie überhaupt als solche erkannt wurden, doch nur mehr gefolgert als beobachtet wurden.

Zum erstenmal scheint SCHNEIDER (16, S. 120) eine Diagonalfaserschicht gefunden zu haben, doch gibt er dieselbe als außerhalb der Längsfaserschicht liegend an. In seiner Figur 5, welche in der Tafelerklärung als »Querschnitt« angegeben ist, als solcher aber der Figur 4, einem »Längsschnitt durch den Oesophagus«, widerspricht, kommt, wenn man diese Abbildung ebenfalls als Längsschnitt auffaßt, folgende Reihenfolge von außen nach innen: Äußere sehr schwach ausgebildete Querschicht, äußere Längsschicht, Diagonalschicht, innere Querschicht, und weiter nach innen, innere Längsschicht. Letztere kommt nach meinen Untersuchungen bei *Amphilina* nicht zur Ausbildung. Was SCHNEIDER nach seiner Abbildung 5 als »äußere Querschicht« bezeichnet, würde nicht in die von mir beschriebenen Verhältnisse sich einreihen lassen, wenn man nicht annehmen will, daß damit die subcuticularen Muskelfasern gemeint sind. Die Annahme gewinnt an Wahrscheinlichkeit, da SCHNEIDER berichtet, daß diese Muskellage wenig stark zur Ausbildung gelangt sei. Es ist schwer, nach den SCHNEIDERschen Mitteilungen sich ein klares Bild über die angezogenen Verhältnisse zu machen, da er auf das Studium der Tafel »mit Hilfe der Erklärung« (Anm. 1, S. 120) verweist, und es ihm im Text auf das Thema »weiter einzugehen unnötig scheint«; die Erklärungen fehlen dann aber entweder vollständig, wie in Fig. 6, oder widersprechen sich (Taf. XVIII, Fig. 4 und 5).

Die Dorsoventralmuskeln sind durch Faserbündel repräsentiert, welche in ziemlich großer Anzahl (in einer Querebene etwa 12—16) auftreten und je 14—20 Fasern zeigen. Die Struktur dieser Fasern ist von derjenigen der beschriebenen Hautmuskelfasern nicht verschieden, soweit die Bündel in der parenchymatischen Rinden- und Markschicht verlaufen. Während die Bündel der Diagonal- und Transversalmuskeln erst kurz vor ihrem Ende sich in ihre einzelnen Fasern auflösen und sich mit den Fasern der gegenüberliegenden Seite kreuzen, beginnt dieser Auflösungsvorgang bei den Dorsoventralmuskeln beim Eintritt der Bündel in die Region der Epithelzellen und geht hier bedeutend weiter als bei den andern Muskelsystemen. Bevor die Bündel an die basalen Teile der Epithelzellen

herantreten, ist häufig eine Teilung derselben in 2—3 Stränge zu beobachten. Die einzelnen Stränge treten zwischen den kernhaltigen Teilen der Epithelzellen hindurch, durchdringen die Muskellagen des Hautmuskelschlauchs und lösen sich dann in ihre Fasern auf. Die Auflösung der Stränge ist eine vollständige, so daß es schwer fällt, in geringer Entfernung von den Muskellagen mehrere Fasern noch zusammenliegend anzutreffen. Die isolierten Fasern scheinen einer nochmaligen Teilung in ihrem Verlauf bis zur Basalmembran anheimzufallen. Die Enden sämtlicher Fasern des Dorsoventralbündels erreichen anscheinend die Basalmembran und inserieren sich hier, so daß durch die Ausstrahlung der Muskelstränge ein verhältnismäßig großes Feld der Oberfläche von einem Bündel beherrscht wird (Fig. 5).

Häufig treten dem Dorsoventralmuskel an der Stelle, wo die basalen Teile der Epithelzellen und die peripheren Muskellagen zu durchbrechen sind, durch Verschiebungen dieser Elemente im Raum, Hindernisse in den Weg, und es ist dann zu beobachten, daß sie von ihrer Richtung nach der Cuticula abbiegen und eine Strecke seitwärts sich wenden, bis ein Durchtritt möglich wird. Da dieses Abweichen von der Richtung, soweit es innerhalb der Region der Epithelzellen und Muskellagen geschieht, immer von sämtlichen Strängen eines Muskelbündels gleichsinnig ausgeführt wird, so glaube ich dasselbe auf jeweilige Kontraktionszustände bei der Fixierung zurückführen zu können. Erst in der äußeren Schicht der Epithelzellenfortsätze angelangt, strahlen die Fasern in der beschriebenen Weise breit und besenartig auseinander.

Während die Myoblasten der Hautmuskellagen in der Schicht der basalen Epithelzellenteile liegen und von diesen umgeben werden und für die Untersuchung aus diesem Grunde ungünstig sind, erlauben die dorsoventralen Muskelzüge infolge ihrer Lage im Parenchym einen genaueren Einblick in die Verhältnisse.

Auf gut orientierten Querschnitten durch *Amphilina*, welche diese Muskelzüge häufig in ihrer ganzen Ausdehnung längs treffen, läßt sich leicht feststellen, daß diese Muskelbündel die Erzeugnisse je eines Myoblasten sind. Die Muskelzellen liegen meist annähernd in der Mitte und seitwärts des von ihnen gebildeten Bündels, frei im Parenchym und von der Grundsubstanz umgeben. Die Myoblasten fallen schon bei mäßigen Vergrößerungen durch die Größe ihrer Kerne und durch die wabige Struktur ihres Protoplasmas auf und lassen dadurch eine Verwechslung mit Parenchymkernen ausgeschlossen

erscheinen. Jeder Myoblast steht mit dem von ihm gebildeten Muskelbündel in Verbindung. Auf der dem Bündel abgewandten Seite meist halbkugelförmig, entsendet die Zelle auf der andern Seite mehrere zipfelförmige Ausläufer, welche mit verhältnismäßig großem Durchmesser entspringend sich bald stark verjüngen und in Form feiner Fäden an die einzelnen Fasern des Bündels herantreten (Fig. 6). Die einzelnen feinen Fäden, in die jeder Zipfel sich auszieht, zeigen feine protoplasmatische, knotenartige Anschwellungen; sie dringen in die Kittsubstanz, in der die Fasern zu dem Bündel vereinigt zusammenliegen ein und treten mit je einer Faser in Verbindung.

Die zipfelartigen Fortsätze der Myoblasten scheinen aber nur auf kurze Strecken den Konnex zwischen Myoblast und Bündel aufrecht erhalten zu können, denn nicht selten sieht man den Kern und damit den halbkugeligen Teil der Zelle weit von dem zugehörigen Bündel entfernt gelegen. Die Zelle nimmt dann eine schlauchartige Form an, indem der Körper des Myoblasten sich lang auszieht und erst in der Nähe des Bündels die besprochenen Verbindungszipfel und Fäden an das Bündel entsendet. Wie weit diese schlauchartige Umgestaltung der Myoblasten gehen kann, zeigen Befunde, von denen hier einer genauer angegeben werden soll. Der Kern zeigte einen Durchmesser von 0,00167 mm, die Entfernung von dem im stumpfen Ende der schlauchförmigen Zelle gelegenen Kern bis zum Muskelbündel betrug 0,048 mm. Mithin erreichte die Entfernung, welche von dem schlauchartigen Teil der Zelle und den Fortsätzen überbrückt wurde, fast das neunundzwanzigfache des Kerndurchmessers.

Das Verhalten der Verbindungsfäden der Myoblasten, wie sie aller Wahrscheinlichkeit nach auch bei den Muskeln des peripheren Systems vorkommen, zu den einzelnen Fasern, konnte der Feinheit des Objekts wegen mit Sicherheit in den Details nicht erkannt werden.

Salensky hat ebenfalls über die »Sagittalmuskeln« Untersuchungen angestellt und ist dabei zu Resultaten gelangt, die, später von Zernecke aufgegriffen (19, S. 103), für *Ligula* ihre Bestätigung zu finden schienen.

Salensky gibt an (15, S. 305), »daß jede Muskelfaser (des Dorsoventralmuskels d. V.) eine Muskelzelle darstellt, welche aus zwei Bestandteilen zusammengesetzt ist«. Es sind dies die von mir ebenfalls gefundene Rinden- und Markschicht. Er fährt dann (15, S. 306) fort: »Die Marksubstanz wird durch die eigentliche Zelle vertreten, und läßt alle Bestandteile einer solchen an sich nachweisen.« »Die Rindenschicht stellt an dem größten Teil der Muskelfasern ein

Rohr dar, welches die Marksubstanz im Innern einschließt. Die Marksubstanz geht nur in dem Mittelteile der Muskelfaser nach außen heraus, um hier in Form einer Zelle anzuschwellen. In diesem Mittelteile, wo die Fasern der Rindenschicht am dicksten sind, stellen sich die letzteren nicht mehr in Form eines Rohres dar, sondern bilden zusammen eine Rinne, durch welche nun die Zellanschwellung heraustritt.«

Man könnte sehr wohl die Befunde SALENSKYS als Vorstufen der Entwicklungsstadien auffassen, wie ich sie fand, wenn man annimmt, daß er jugendliche Stadien untersucht hat, bei welchen jeder Myoblast erst eine Muskelfaser gebildet hat und das Auseinanderrücken von Muskelzelle und Faser noch nicht begonnen hat oder doch noch in den ersten Stadien der Entwicklung begriffen ist. Es wäre verständlich, daß die Muskelzelle zuerst der von ihr gebildeten Faser eng anliegt und dann im Laufe der Entwicklung und unter Hervorbringung weiterer Fasern allmählich von den Fasern abrückt, bis Entwicklungsstadien erreicht sind, wie ich sie fand und beschrieb.

Damit wäre auch, wenn sich die SALENSKYschen Befunde an *Amphilina* bestätigen sollten, die Art der Verbindung der Myoblastfortsätze mit den einzelnen Fasern beleuchtet und der entwicklungsgeschichtliche Nachweis erbracht, daß die von mir bei *Amphilina* beobachteten Plasmafäden die periphere kontraktile Schicht der Fasern durchbrechen und mit der Markschicht in Verbindung bleiben, ein Nachweis, der an den mir zur Verfügung stehenden Exemplaren durch die subtilen Verhältnisse nicht zu erbringen möglich war.

Allerdings wird diese Zusammenstellung SALENSKYS und meiner Befunde unmöglich gemacht, da SALENSKY von »problematischen Zellen« spricht, die er bei älteren und jüngeren Exemplaren von *Amphilina* gefunden hat. Ich habe diese von SALENSKY beschriebenen »problematischen Zellen« wieder aufgefunden und ihre Verbindung mit dorsoventralen Muskelbündeln beobachtet. Es sind die schlauchförmig ausgezogenen Myoblasten. SALENSKY bildet diese »problematischen Zellen« in Fig. 17 *B* ab, konnte aber ihre Zusammengehörigkeit mit Muskelbündeln nicht auffinden und glaubte sie mit Parenchymzellen in Verbindung bringen zu müssen. »Die feinen Zweige[1], welche von dem gemeinschaftlichen Strang (es ist wohl der

[1] Die Zweige, von denen SALENSKY spricht, sowie die Bemerkung, daß die »problematischen Zellen« im Gegensatz zu den Zellen des Körperparenchyms »immer ungefärbt« bleiben, deutet vielleicht darauf hin, daß er Gefäße des Exkretionsorgans gesehen hat, was jedoch durch seine Zeichnung Fig. 17 widerlegt zu werden scheint.

schlauchförmige Myoblast darunter zu verstehen d. V.) entspringen, setzen sich weiter zwischen die Zellenäste der Parenchymschicht fort. Sie werden dabei immer feiner, bis sie sich endlich in die feinste Spitze ausziehen und dann von dem Protoplasma der Parenchymschicht nicht mehr zu unterscheiden sind« (15, S. 304). Durch die Auffindung dieser nunmehr als Myoblasten erkannten »problematischen Zellen« auch bei jüngeren Exemplaren, wie Salensky angibt, muß von einer Angliederung meiner Befunde an die seinen Abstand genommen werden; hat Salensky die »problematischen Zellen« gesehen, und sind diese den Myoblasten identisch, so muß die Entwicklung so weit fortgeschritten gewesen sein, daß Stadien von Muskelzellen, wie er sie beschreibt, nicht mehr existieren konnten. Es liegt daher die Annahme nahe, daß Salensky mit Schnitten zu tun hatte, in welchen die Myoblasten zu den Bündeln so orientiert waren, daß sie, obwohl außerhalb der Bündel gelegen, dieselben teilweise von oben bedeckten und Salensky durch die damaligen optischen und technischen Hilfsmittel nicht imstande war, die hier vorliegenden Eigentümlichkeiten zu ermitteln. Dies scheint auch daraus hervorzugehen, daß er von »Muskelfasern« spricht, und solche auch in Fig. 8 und 18 abbildet, während die kontraktilen Elemente hier ganz allgemein in Bündeln zusammenliegen. Die Teilung der Dorsoventralbündel nach der Oberfläche hin scheint somit Salensky als auf einer mehrfachen Teilung der Faser beruhend anzusehen, während ich in dieser besenartigen Aufteilung der Bündel in erster Linie eine Dissoziation in ihre einzelnen Fasern erblicke. Daß in der Nähe der Basalmembran, also nahe an den Insertionspunkten der einzelnen Muskelelemente Teilungen auch innerhalb der Fasern stattfinden können, soll damit nicht negiert sein.

Es muß hier noch auf den Saugnapf mit seinen verschiedenen Muskellagen und den Retraktor desselben kurz eingegangen werden. Die Form und die muskulöse Beschaffenheit, sowie die einzelnen Muskellagen, welche den endständigen Saugnapf durchziehen, sind von Salensky genauer beschrieben (15, S. 312, Fig. 6). Er unterscheidet von innen nach außen Ring- und Längsmuskeln, welche von einem System von Radiärmuskeln durchzogen werden. Er betont die relativ schwache Ausbildung der Muskelzüge im Vergleich zu andern Platoden und andern mit Saugnäpfen ausgestatteten Tieren.

Was den Retraktor anbelangt (Fig. 13 *SR*), so tritt er schon bei gut mit Karmin gefärbten Exemplaren, wie sie mir von Herrn Prof. Blochmann gütigst zur Verfügung gestellt wurden, deutlich hervor.

Schon Wagener (17, S. 246) berichtet vom Saugnapf, daß »mit seinem Boden ein Faserbündel in Verbindung stand, der nach dem Innern des Tieres pinselartig auseinanderfuhr«. Ich kann diese Angabe aus dem Jahre 1858 dahin erweitern, daß die muskulösen Elemente bis zum Beginn des zweiten Drittels des Tierkörpers sich hinziehen. Schon an Totalpräparaten läßt sich erkennen, daß die einzelnen Muskelstränge an sich wenig kräftig, nur aus wenigen Fasern bestehend, an Zahl um so beträchtlicher sind. Sie verlaufen nahezu parallel, nach hinten etwas divergierend und verlieren sich mit ihren hintern Enden in den Maschen des Parenchyms. Ihr histologischer Bau scheint, wie ich an Schnitten mich zu überzeugen Gelegenheit hatte, dem der übrigen Muskelsysteme gleich zu sein. Das häufige Auftreten von Zellen zwischen den einzelnen dünnen Bündeln, welche den im Parenchym eingebetteten Myoblasten der Dorsoventralmuskeln in Struktur und Färbung ähneln, ist geeignet, diese Auffassung zu erhärten.

Die Teilung des Retraktors in zwei Muskelzüge, welche Salensky »abgesondert nach vorn verlaufen« läßt, sowie der »sehnenförmige Ring«, welchem er zugleich die Funktion eines »Fixationspunktes« für die beiden Muskelzüge zuschreibt, konnte nicht aufgefunden werden. Der »sehnenförmige Ring«, welcher »vermutlich einen chitinisierten Teil des Retraktors darstellt« (15, S. 313), hätte sich, angenommen, das er in Balsampräparaten unkenntlich geworden wäre, auf Schnitten zweifellos nachweisen lassen müssen. Ich glaube vielmehr, daß Salensky hier die Hirnkommissur, welche unter dem Saugnapf liegt, im Auge hatte und durch unrichtige Interpretation dieses Organs dasselbe mit dem Retraktor in Verbindung brachte.

Lang (10, S. 394), welcher gelegentlich seiner Untersuchungen über das Nervensystem von *Amphilina* auch die hier in Betracht kommenden Gebilde gesehen hat, beschreibt dieselben und sieht in ihnen »die zahlreichen zu einem dicken Strang vereinigten Ausführgänge von Drüsen«, welche in das hintere Ende des Saugnapfes münden sollen. Er »zweifelt nicht daran, daß diese Drüsen den von Salensky beschriebenen ‚problematischen Zellen‘ des Parenchyms entsprechen«. Über die Natur der »problematischen Zellen« habe ich weiter oben berichtet und sie als Myoblasten gekennzeichnet; für die drüsige Natur der vom Saugnapf nach hinten ziehenden Stränge gaben meine Präparate keinen Anhalt, vielmehr zeigen Schnitte durch die Region sehr deutlich die dünnen zahlreichen Muskelfasern und Bündel. Soweit Lang seine Beobachtung an Total-

präparaten vornahm, ist der Irrtum sehr naheliegend, da die einzelnen Fasern häufig spiralig aufgewunden sind und leicht den Eindruck tubulöser Drüsen machen.

Das Parenchym von *Amphilina foliacea* zeigt kleine runde bis ovale Kerne mit kleinen, häufig seitlich gelegenen Kernkörperchen. Die Kerne sind im ganzen Körper relativ selten anzutreffen, häufig von kleinen Plasmaklümpchen umgeben, welche dieselben von allen Seiten umlagern. Die anscheinend fast nackten oder auch die mit wenig Plasma umgebenen Kerne sind in einem Maschenwerk von Balken und Bälkchen eingebettet, welches das Innere des Wurmkörpers vollständig erfüllt. Die Maschen sind groß, wo keine Organe an sie angrenzen, sie werden in der Nähe eingelagerter Organe, wie Geschlechtsapparat oder Muskeln, kleiner, bis die diesen Einlagerungen direkt anliegenden Maschen am kleinsten sind. Mehr ist an Eosin-Hämatoxylin-Präparaten an den Zellen und dem Gewebe nicht festzustellen. Mit Hilfe der Thionin-Ammoniummolybdänat-Tinktion und starken Vergrößerungen läßt sich jedoch weiteres ermitteln. Die Färbung wirkt auf Protoplasma und Grundsubstanz des Parenchyms in verschieden starkem Maße ein. Bei guter Tinktion erscheinen die protoplasmatischen Teile nach dieser Färbung intensiv gefärbt, während die Grundsubstanz ungefärbt bleibt oder nur schwach getönt erscheint. An solchen Präparaten sieht man, daß die Kerne von einem meist dünnen Protoplasmabelag umgeben sind, welcher sich in lange, sich verästelnde Fortsätze auszieht. Die feinen Fortsätze sind an günstigen Stellen eine längere Strecke zu verfolgen und liegen in den feineren oder gröberen Balken der Grundsubstanz. Zwei Zellen sind in Fig. 7 und 8 mit ihren Ausläufern dargestellt.

Zernecke gelang es mit Hilfe der Golgi-Methode (19, Figg. 16 bis 19) für *Ligula* die Ausläufer der Parenchymzellen in bedeutender Ausdehnung mit den feinsten Fortsätzen und Ästchen darzustellen. Da nach diesen Untersuchungen die große Ausdehnung der Fortsätze der Parenchymzellen festgelegt war, wurden hier ebenfalls *Ligula*-Schnitte mit Thionin-Ammoniummolybdänat behandelt und es ergab sich, daß diese Färbung auch bei *Ligula* nur einen verhältnismäßig geringen Teil der Ausläufer zu färben vermochte. Es liegt daher die Annahme nahe, daß bei *Amphilina* die Fortsätze der Parenchymzellen in der Grundsubstanz eine viel größere Ausdehnung erlangen, als die zur Verfügung stehenden Präparate erkennen lassen; wenigstens läßt die Thioninfärbung an *Ligula*, wo die Golgi-Methode die Ver-

ästelung der Parenchymzellenfortsätze in überraschender Weise zeigt, nicht mehr erkennen, als an *Amphilina.* Gestützt könnte diese Annahme werden durch das Vorhandensein kleiner runder bis ovaler und länglicher Gebilde, welche bei Anwendung starker Vergrößerungen auf Thioninpräparaten in der Grundsubstanz anzutreffen sind und den Eindruck feiner Quer- und Längsschnitte einzelner feiner Fortsätze machen. Ob allerdings die von Zernecke beschriebenen Verhältnisse der Parenchymzellen und ihrer Ausläufer unter sich und in bezug auf Muskelfasern (19, S. 98) in vollem Umfang auch für *Amphilina* aufrecht erhalten werden können, muß in Ermangelung spezifischer Färbemethoden dahingestellt bleiben.

Die Parenchymzellen mit ihren Fortsätzen scheiden eine fast homogene, teilweise feinfaserige Grundsubstanz aus, welche die Zellkörper und Ausläufer umgibt und mit derjenigen der Nachbarzellen zusammenfließt. Die Grundsubstanz bildet mehr oder weniger dicke Balken und lamellöse Bälkchen, welche zusammen ein Maschenwerk bilden, das das Innere des Tieres ausfüllt und alle Organe umhüllt. Zwischen der parenchymatischen Grundsubstanz kommt durch die Anordnung des Stützgewebes ein System kommunizierender Hohlräume zustande, welches auf Schnitten unregelmäßig-runde bis biskuitförmige Figuren zeigt.

Außer der Ausscheidung der Grundsubstanz fällt den Parenchymzellen die Produktion der Kalkkörperchen zu. Besonders in der Rindenschicht des Parenchyms, teilweise auch außerhalb der Muskelsysteme des Hautmuskelschlauchs, differenzieren sich Parenchymzellen, indem es in ihrem Innern zu Kalkausscheidungen kommt, welche meist in Einzahl und in Form kleiner kugelartiger Gebilde im Protoplasma des Zellkörpers gelagert sind. Die Größe dieser Kalkkörperchen unterliegt großen Schwankungen. Bei besonders großen Kalkeinlagerungen sieht man die Kerne der Zellen seitwärts neben dem ausgeschiedenen Kalkkörper liegen. Häufig scheint aber, wenn die Abscheidung nicht sehr weit fortgeschritten ist, die Zelle ihren typischen parenchymatischen Charakter nicht zu verlieren, sondern zeigt, wie dies in Fig. 8 zur Abbildung kommt, die langen Ausläufer und verzweigten Fortsätze in unveränderter Form. Gerade dieser Befund, daß die mit Thionin-Ammoniummolybdänat gefärbten Zellen, welche ich als Parenchymzellen ansprechen zu müssen glaube, neben ihrem typischen Verhalten in der Form, auch in der Lage sind, Kalkkörperchen auszuscheiden, scheint jedem Zweifel an ihrer parenchymatösen Natur entgegenzutreten.

Dort, wo Organe wie Muskeln, Geschlechtsapparat, Nervenstränge usw. den Körper nicht durchziehen, sind die von der Grundsubstanz gebildeten Maschen von derben Lamellen und Balken umgeben. Sämtliche Organe sind mit einem dünnen Belag von Grundsubstanz von dem Hohlraumsystem, welches sich durch den ganzen Körper hindurchzieht, abgeschlossen.

Ebenso wie Muskeln, Geschlechtsorgane usw. liegen auch die Epithelzellen in der Grundsubstanz des Parenchyms eingebettet, welches seinerseits zwischen den häufig eng zusammengedrängten Epithelzellen hindurchtritt, die Muskelsysteme umfaßt und weiterhin die dendritisch verzweigten Fortsätze der Epithelzellen ebenso umgibt, wie es bei den Muskeln usw. der Fall ist. Wenn hier das Maschenwerk weniger deutlich zutage tritt, wie im Innern des Tieres, so liegt der Grund in der äußerst feinen Verteilung der Maschen und Lamellen, welche durch die starke Verästelung der epithelialen Zellausläufer bedingt ist. In dieser Körperschicht finden sich denn auch Kerne, welche denen des Parenchyms im Innern des Körpers identisch zu sein scheinen, was Form und Intensität der Färbung anbelangt. Sie sind in unregelmäßigen Abständen aber konstant anzutreffen (Figg. 2 und 3 *PK*). Kleine Plasmalagen mit zarten Ansätzen von Ausläufern konnten auch hier teilweise beobachtet werden. Auch das Verhalten dieser Kerne zu der Tetrabromfluorescin-Wasserblaufärbung ist ebenso wie das der übrigen Parenchymkerne: sie färben sich weniger intensiv als alle andern Kernarten, besonders bedeutend weniger als die Kerne der Myoblasten, an die hier vielleicht zuerst gedacht werden könnte. Die Annahme, daß diese Kerne Bestandteile von Myoblasten sind, scheint im höchsten Maße unwahrscheinlich, da, abgesehen von ihrem Verhalten den Farbstoffen gegenüber, auch ihre Größe derjenigen der Kerne der parenchymatischen Mark- und Rindenschicht gleichkommt, und ferner der protoplasmatische Teil der Myoblasten einen bedeutenden Teil der Zelle selbst ausmacht, während hier bei gewöhnlichen Färbungen das kernumgebende Protoplasma nur protuberanzenartige Fortsätze erkennen ließ. Bei Myoblasten ließen sich ferner nur kurze Ausläufer und Fortsätze auf einer, der den Muskelfasern zugewandten Seite erwarten (siehe oben), während bei den im Bereich der Epithelzellenfortsätze aufgefundenen Kernen die zarten Plasmaerhebungen nach allen Seiten hin, rings um den fast kugeligen Kern, zu erkennen sind. In Fig. 5 rechts ist ein solcher Kern dargestellt, ebenso in Fig. 2. Letztere Abbildung zeigt auch den feinen Plasmabelag und den Beginn zartester Ausläufer.

Die Basalmembran tritt bei *Amphilina* nur sehr wenig zum Vorschein. Es liegt dies zum Teil an ihrer geringen Ausbildung, zum weitaus größten Teil aber an den terminalen kegelförmigen Anschwellungen der Epithelzellenfortsätze, welche an sie herantreten und sie durchbohren, um mit der Cuticula in Verbindung zu treten. Infolge des Durchtritts der Epithelzellenfortsätze gleicht die Basalmembran einem stark durchlöcherten Sieb, welches das Parenchym gegen die Cuticula hin abschließt.

Die bisherigen Untersuchungen von *Amphilina* lassen Berichte über den Exkretionsapparat gänzlich vermissen, wenn man von den »Seitengefäßen« SALENSKYS absieht, welche LANG (10) später als Längsnervenstränge erkannte und beschrieb. Es war daher von besonderem Interesse gerade diese Verhältnisse einer genaueren Untersuchung zu unterziehen. Zu den bekannten Schwierigkeiten, welche das passive Verhalten der Terminalzellen den gebräuchlichen Färbemitteln gegenüber hervorruft, kam die Kleinheit der Objekte, welche hier zu beschreiben sein werden, hinzu.

Die Wimpertrichter liegen ausschließlich in der Rindenschicht des Parenchyms, zwischen den Körpern der Epithelzellen einerseits und den eingelagerten Organen, Dotterstöcken, Uteruswindungen usw. andrerseits. Sie reichen in großer Anzahl bis in die Nähe des Saugnapfes und finden sich in gleicher Menge am hinteren Ende des Körpers hinter den Geschlechtsorganen; nur in der Mitte des Körpers scheinen die Wimpertrichter an Zahl etwas nachzulassen. Ihr Vorkommen ist nur auf die Rindenschicht des Parenchyms beschränkt. Mehrfach fand ich Wimpertrichter in fast unmittelbarer Nähe der Epithelzellenkörper, die Mehrzahl derselben scheint aber in einiger Entfernung der Epithelzellen zu liegen, während weiter nach dem Innern die Zahl der Endtrichter rasch abnimmt. Mit dem Übergang der Rinden- in die parenchymatische Markschicht hören die Endorgane ganz auf, so daß die Markschicht in ihrer ganzen Ausdehnung von ihnen frei ist.

Die Terminalzellen sind sternförmig verästelte Zellen von meist blaß gefärbtem, fast homogenem Protoplasma, das sich in eine größere Reihe von Fortsätzen auszieht und einen großen bläschenartigen Kern mit deutlichem Kernkörperchen enthält. Eine Zellmembran läßt sich bei den angewandten Färbungsmethoden nicht auffinden, doch tritt der Zellkörper scharf genug aus dem Parenchym hervor, um seine Grenzen deutlich erkennen zu lassen. Die einzelnen Äste der Endzelle

verlieren sich, den Fortsätzen der Parenchymzellen gleich, zwischen den Maschen des feinwabigen Parenchyms. Wenn es auch nicht gelang die Äste auf Schnitten weiter zu verfolgen, so ist es doch sehr wahrscheinlich, daß die Äste und Ausläufer der Terminalzellen sich in ähnlicher Weise ausziehen wie die der Parenchymzellen. Es würden dann ähnliche Gebilde zu konstatieren sein, wie sie PINTNER für *Phyllobothrium gracile* (12, Taf. II, Fig. 3) und BUGGE in erhöhtem Maße für *Taenia expansa* (6, Taf. II, Fig. 26, 30—32) beschreibt und abbildet.

Während die dem Parenchym zugewandte Seite der Terminalzelle in die Ausläufer ausgezogen ist, zeigt die dem Gefäß zugewandte Seite derselben eine Reihe einzelner Wimperflammen, welche an Zahl zwischen 18 und 30 schwanken. Die Wimperflammen sind häufig in Traubenform angeordnet (Fig. 9 *a*), wobei dann der Kern der Terminalzelle an der Spitze der Wimpertraube liegt; meist jedoch ist die Gruppierung weniger regelmäßig, wie Fig. 9 *b* und *c* zeigt.

Bei genauerer Untersuchung der einzelnen Wimperflammen einer Terminalzelle läßt sich feststellen, daß jede Wimperflamme in je einer handschuhfingerartigen Vertiefung festsitzt, welche in den Körper der Terminalzelle eingesenkt zu sein scheint, resp. von dem Protoplasma derselben umgeben wird. Diese einzelnen Wimpersäckchen öffnen sich in ein gemeinsames Lumen, welches von der Terminalzelle umgeben wird, und welches als Sammelraum für die Exkrete der sämtlichen Wimpertrichter der Terminalzelle bestimmt ist.

Die Wimperläppchen entspringen in den handschuhfingerförmigen Vertiefungen der Endzelle mit einem meist weniger intensiv gefärbten Abschnitt. Der weitaus größere Endteil zeigt eine lanzettartige Form und läßt eine äußerst feine Längsstreifung der Flamme erkennen.

Die Wimperflammen und die sie beherbergenden Hohlräume sind von verschiedener Länge. So beträgt zum Beispiel in Fig. 9 *a* die Länge der Wimpern im Durchschnitt 0,000 685 mm, in Fig. 9 *c* ist die Länge der größten Wimperflamme 0,00112 mm, die der kleinsten 0,00038 mm. Es liegen also hier Größenverhältnisse vor, die die von PINTNER angegebenen Durchschnittsmaße (0,00812—0,01015 mm, 12, S. 13) an Kleinheit bedeutend überholen.

Die große Anzahl der Wimperflammen einer Terminalzelle bei *Amphilina* ist um so mehr bemerkenswert, da meines Wissens ähnliche Verhältnisse bisher nicht aufgefunden wurden. Allerdings sind zwei und mehr Wimperflammen am Ende eines Gefäßstammes beobachtet

worden (*Distomum endolobum*, 11, Fig. 186, *Distomum lanceolatum*, 6, Figg. 58—60) doch sind dann von den Autoren Entwicklungs- und Vermehrungsvorgänge gleichzeitig aufgefunden worden, welche das Auftreten mehrerer Flammen zu erläutern schienen. Bei *Amphilina* sind Teilungsvorgänge der beschriebenen Terminalzellen mit ihren Flammen vollkommen ausgeschlossen. Durch das häufige Auftreten der Endorgane des Exkretionsgefäßes (etwa 300 in einem Exemplar) habe ich eine große Reihe Terminalzellen zu untersuchen Gelegenheit gehabt und immer die Zelle in Ruhe und mit einem großen Kern vorgefunden. Außerdem scheint eine Vermehrung der Wimperflammen und Terminalzellen bei ausgewachsenen geschlechtsreifen Tieren immerhin noch fraglich, da die Anlage des Exkretionsgefäßes und der Endorgane wahrscheinlich auf früheren Stadien der Entwicklung endgültig festgelegt wird. Auch ließe sich bei eventuellen Teilungsstadien der Terminalzelle die Beobachtung einiger weniger Flammen sehr wohl erklären. Bei einer so großen Anzahl von Flimmerläppchen, wie *Amphilina* sie zeigt, sind Teilungen, soweit sie die Terminalzelle selbst angehen, bei der Beurteilung dieser immerhin auffallenden Verhältnisse auszuschalten.

Die Ausbildung der in die Terminalzelle eingesenkten Wimpersäckchen, in denen je eine Flamme entspringt, hat wohl nur einen sekundären Charakter. Nach Pintner würden die einzelnen Wimperflammen nur pendelartige Bewegungen machen, wenn nicht durch die engen Wände die Wimperflamme zu wellenförmigen oder schlängelnden Bewegungen gezwungen würde. Die Wimperflamme schlägt an die Wand des Säckchens an und wird wellenförmig gebrochen, »ähnlich wie ein hin- und herschwingendes Band sich sogleich wellig schlängelt, sobald man durch Festhalten des freien Endes pendelartige Seitenbewegungen hindert«.

Der aberrante Bau der Terminalzellen mit zahlreichen Flimmerläppchen bei *Amphilina foliacea* läßt sich sehr wohl auf den bekannten Typus der Wimpertrichter bei Cestoden und Trematoden zurückführen. Bemerkenswert bleibt aber dennoch die sehr große Zahl der Wimperflammen einer einzelnen Terminalzelle.

Das den einzelnen Wimperflammen gemeinsame Lumen geht, sich rasch verjüngend, in das Gefäß über, welches die Exkrete weiter befördert. Morphologisch sind nach den Untersuchungen Pintners nur die Gefäße als Kapillaren anzusprechen, welche einen Mangel jeder Struktur aufweisen. Er faßt sie als einen Teil der Terminalzellen auf, der sich zu diesen ebenso verhält, wie der Ausführungsgang einer

einzelligen Drüse zum Drüsenkörper. Kapillaren im eigentlichen Sinne besitzt daher *Amphilina* nicht, denn die Gefäße letzter Ordnung besitzen einen doppelten Kontur und zeigen von Stelle zu Stelle Kerne, welche unzweifelhaft nicht dem Parenchym, sondern den Gefäßen selbst angehören. Als letzten Rest von Kapillaren wären die Wandungen des sich bald verjüngenden gemeinsamen Sammelraumes bis zu dem abgehenden doppelt konturierten Gefäß hin anzusehen. Aber auch hier wird man zuerst an die Trichter der bekannten einflammigen Wimpertrichter denken und somit die Kapillaren als solche für *Amphilina* ganz ausschalten müssen.

Wie schon angedeutet, verjüngt sich das Lumen, in das sämtliche Flammen der Terminalzelle einmünden, sehr rasch zu einem Gefäß, welches in mehr oder weniger großen Windungen nach den Hauptstämmen hinzieht. Von der Terminalzelle an zeigen diese Ausführungsgänge einen doppelten Kontur, von denen der innere als scharfe Linie zutage tritt und gleichmäßig das Lumen des Gefäßes umgibt, während der äußere sich bei stärkeren Vergrößerungen in einen ziemlich unregelmäßigen Belag auflöst, der, zwar kontinuirlich, aber bald dünner bald dicker die innere Auskleidung des Gefäßes umgreift. Dieser Belag ist auf Zellen zurückzuführen, welche in kleineren oder größeren Zwischenräumen im Verlauf des Gefäßes sich wiederholen. Es sind dies Zellen mit großem intensiv gefärbtem Kern, welche mit ihrem Protoplasma ringartig das Gefäß umgeben; nach oben und unten nimmt das Protoplasma derselben bald ab und der äußere Kontur der Zelle geht allmählich in den äußeren Umriß des Gefäßes über, welcher an Stellen, wo diese Zellen dem Gefäße aufliegen, nicht zu beobachten ist. In Fig. 10 ist eine solche Zelle zur Abbildung gebracht. Die auf dünnen Schnitten zu Tage tretende körnige Beschaffenheit des Gefäßbelags, sowie der Umstand, daß der Kontur des Zellkörpers in den äußeren Kontur des Gefäßes unvermittelt übergeht, scheint die Auffassung, daß der äußere Kontur des Gefäßes auf das dasselbe umgebende Protoplasma der jeweiligen ringförmigen Zellen zurückzuführen sei, zu bestätigen.

Das Kaliber der Gefäße letzter Ordnung ist bis auf sehr geringe Schwankungen im Verlauf eines jeden dasselbe, wenngleich auch die einzelnen Gefäße untereinander ziemlich variiren. In Fig. 10 sind zwei solcher Gefäße abgebildet. Die Abbildung zeigt ferner, daß bei Kommunikation zweier Nebenstämme letzter Ordnung in ein Gefäß vorletzter Ordnung dieses nicht die Summe der Lumenverhältnisse der Stämme aufweist, welche es zusammensetzen, ein Verhalten, auf

welches übrigens von früheren Autoren bei andern Vertretern verwandter Arten des öftern hingewiesen wurde.

Nach vergeblichen Bemühungen, ein übersichtliches Bild des Gefäßnetzes durch Schnittserien zu erhalten, wurde das eine mir lebend zur Verfügung stehende Exemplar von *Amphilina* mit Berlinerblau injiziert. Über den Erfolg der Injektion gibt Fig. 11 Aufschluß.

Ebenso wie Riehm (13), welcher bei *Schistocephalus dimorphus* die Injektionsflüssigkeit aus den seitlichen Foramina secundaria heraustreten sah, konnte man noch während der Injektion das Berlinerblau aus den Gefäßen durch den Porus excretorius in das Wasser übertreten sehen. Damit war die Mündung des exkretorischen Apparates am hinteren Ende des Wurmes festgelegt. Fig. 11 zeigt, daß die Hauptstämme des Exkretionsgefäßes auf beiden Seiten des Tieres wirr sich verzweigen und Anastomosen bilden, so daß auf der ventralen wie auf der dorsalen Fläche unregelmäßige Netze entstehen, welche an den Rändern des Wurmes mit mehreren schlingenartig gebogenen Gefäßstämmen unter sich zusammenhängen. Am vorderen Ende weniger stark, nehmen die Stämme nach der Mitte und nach hinten an Mächtigkeit zu, um nach dem Ende hin wiederum abzunehmen und in vier Stämmen auszulaufen, welche kurz vor dem Porus excretorius zusammentreffen und gemeinsam nach außen münden.

Über den feineren Bau der Hauptstämme kann hier noch mitgeteilt werden, daß sie, ausschließlich in der Rindenschicht des Parenchyms eingelagert, dieselben Eigentümlichkeiten zeigen, wie die vorherbeschriebenen Nebenstämme und Gefäße. Sie besitzen wie diese einen doppelten Kontur, welcher stellenweise von Zellen unterbrochen wird, welche dem innern Kontur, wie es scheint, der cuticularen Ausscheidung dieser Zellen aufliegen. An solchen Stellen entfernen sich die beiden Konturen voneinander und schließen den Zellkörper, der sich durch einen großen häufig ovalen Kern mit dunkel gefärbten Kernkörperchen auszeichnet, in sich ein. Durch die Anlagerung dieser Zellen scheint fast regelmäßig, wie das an den beigegebenen Figg. 12 *a—c* ersichtlich ist, eine lokale Verengung des Gefäßes stattzufinden, indem der Zellkörper den inneren Kontur auf Kosten des Gefäßlumens auszuweichen zwingt. Durch ein ebensolches Ausweichen des äußeren Konturs des Gefäßes in entgegengesetzter Richtung wird der Raum für den Zellkern und eine größere Menge von Protoplasma geschaffen oder mit andern Worten: die die innere cuticulare Auskleidung der Gefäße liefernden Zellen liegen dieser Auskleidung in ihrem ganzen Umfang an; an

Stellen, wo die Zellkerne liegen, erfährt die Gefäßwand eine mehr oder minder große Vertiefung nach dem Lumen hin, in welcher der Kern mit einem Teil des Zellplasmas eingelagert ist. Durch den Kern und die kompakte Protoplasmamasse wird das parenchymatische Maschenwerk fast ebensoviel zurückgedrängt, als die cuticulare Auskleidung der Gefäße an solchen Stellen nachgibt.

Wenn diese Zellen, im Gegensatz zu denen der Nebenstämme, nicht mehr imstande sind, die Gefäße in der ausgesprochenen Weise ringförmig zu umgreifen, so liegt der Grund wohl in der Ausdehnung, welche die Hauptstämme annehmen. Auf den Nachweis hin, daß der zartere äußere Kontur an den Hauptstämmen immer zu beobachten ist und auf den Befund hin, daß dieser Kontur des Gefäßstammes ebenso wie bei den Gefäßen zweiter Ordnung mit der Grenze der aufgelagerten Zellen zusammenfällt, resp. nur die Verlängerung der letzteren parallel dem innern Kontur darstellt, glaube ich, daß der Plasmabelag der Gefäße als Bestandteil der Zellen anzusehen ist, welche somit einen kontinuierlichen Überzug über die Gefäßstämme abgeben. Wieweit die einzelnen Zellen sich über die Gefäßstämme ausdehnen und in welcher Art sie mit ihren Nachbarzellen in Beziehung treten, darüber fehlen genaue Beobachtungen. Daß jedoch relativ große Flächen der Gefäße von je einer Zelle resp. deren Protoplasma überzogen werden, dafür scheint das verhältnismäßig wenig häufige Vorkommen von Zellkernen im Verlauf eines Gefäßes zu sprechen.

Ob kontraktile Elemente an den Stämmen und Gefäßen des Exkretionsorgans bei *Amphilina* vorkommen, ließ sich mit den angewandten Färbemitteln nicht mit Sicherheit feststellen. Sind die Gefäße schräg getroffen, so kann man allerdings stellenweise zu der Annahme gelangen, als seien äußerst feine Längsfibrillen zur Ausbildung gekommen, eine Erscheinung, welche aber auch auf die schräg durchschnittene cuticulare Ausscheidung der gefäßumgebenden Zellen und ihren Protoplasmabelag zurückzuführen sein dürfte.

Die Verbindung einer Terminalzelle mit einem Hauptstamm konnte ich nicht verfolgen. Durch die häufigen Windungen, welche die Nebenstämme ausführen und ihre außerordentliche Feinheit, sowie durch die Gleichartigkeit der Färbung der Nebenstämme und dem sie umgebenden Parenchym verlieren sich die Gefäße auf Schnittserien sehr leicht zwischen dem komplizierten Maschenwerk des Parenchyms, bevor man ihren Zusammenhang mit einem Hauptstamm auffinden konnte. Wenn damit auch die Frage nach dem Grade der

Verästelung der Haupt- in Nebenstämme bis zu den Endorganen zurzeit nicht beantwortet werden kann, so scheint mir nach den Präparaten die Verästelung der Nebenstämme verhältnismäßig gering zu sein, was um so erklärlicher erscheint, da die großen Hauptstämme, soweit die Rindenschicht des Parenchyms in Betracht kommt, nach allen Richtungen hin den Körper des Wurmes durchziehen, und von welcher Stelle des Körpers es auch sei, alsbald die Beförderung der Exkrete übernehmen können. Damit würde auch der Befund übereinstimmen, daß engere Gefäße höherer Ordnung ziemlich wenig im Verhältnis zur großen Zahl der Wimperflammengruppen zur Beobachtung kamen.

Die wenigen Hauptstämme, welche am Ende zusammenstoßen, um nach außen zu münden, bilden auf eine kurze Strecke einen gemeinsamen Kanal, welcher seiner Lage nach der Exkretionsblase der Trematoden ähnelt. Der kurze Kanal zeigt ein enges Lumen, welches durch Längsfalten und -Leisten der ihn auskleidenden Wände bedeutend verengt erscheint. Auch die cuticularen Wände sind um das Mehrfache stärker als die der Gefäße. Eine zarte zirkuläre Muskulatur ließ sich an diesem Endabschnitt des exkretorischen Apparates nachweisen, welche bis zum Ende hin den kurzen Kanal umgreift. Funktionell scheint dieser Ausführungsgang jedoch nichts mit einer Blase gemeinsam zu haben, da seine Ausdehnung im Verhältnis zu dem sehr stark entwickelten Gesamtorgan zu unscheinbar ist, und die ihn umgebenden Muskelfasern nicht imstande sein dürften, dauernd auf die Art der Exkretion einzuwirken, wenn auch die Falten der Wandung auf eine gewisse Ausdehnungsfähigkeit schließen lassen.

Über das Nervensystem von *Amphilina foliacea* vermag ich nur kurze Angaben zu machen, da meine Präparate nicht geeignet waren, genauere Untersuchungen über dieses Gebiet anzustellen.

Nach den Totalpräparaten und auf Grund meiner Schnittserien teile ich einige Einzelheiten mit, die bei der Schwierigkeit, das Material zu erhalten, und den wenigen Arbeiten, welche über dieses Gebiet vorliegen, immerhin erwünscht sein könnten.

Schon Salensky berichtet von zwei Längsstämmen, von denen Queräste abgehen und welche ihm am vorderen Ende in zwei Öffnungen auszumünden schienen. Der von ihm beschriebene »spongiöse« Bau dieser Stränge deutet auf Nervenstämme hin, obwohl Salensky mehr zu der Auffassung zu neigen scheint, sie als Gefäße des Wasser-

gefäßsystems anzusprechen. Später hat LANG über das Nervensystem von *Amphilina* berichtet. »Was die Seitennerven anbetrifft, so schwellen sie ungefähr vier Saugnapflängen vom vordersten Körperende entfernt, jederseits zu einer kleinen Verdickung an, die mit der andern Seite durch eine dünne Querkommissur verbunden ist.« »Da die Seitennerven hier noch ziemlich weit voneinander entfernt sind, so ist sie verhältnismäßig sehr lang. Von ihren verdickten seitlichen Enden geht jederseits ein kräftiger Nerv als Fortsetzung der Längsstämme nach vorn ab« (10, S. 395). Die Längsstämme liegen auf beiden Seiten innerhalb der lang ausgezogenen Dotterstöcke und konvergieren am hinteren Ende, um ineinander überzugehen. Die hintere Verbindung der beiden Seitenstämme geht zwischen den beiden endständigen Öffnungen, über dem männlichen Geschlechtsporus und unter dem Exkretionsporus, hindurch. Die Queräste der Längsstämme, von denen SALENSKY berichtet, hat LANG wieder gefunden und bezeichnet sie als »Ästchen, die wahrscheinlich die Hautmuskulatur innervieren« (10, S. 394). Meine Befunde bestätigen die Untersuchungen LANGS. Nur fand ich, daß die Kommissur nicht ungefähr »vier Saugnapflängen vom vorderen Körperende« entfernt liegt, sondern, wie Schnitte zeigen, gleich unter dem Saugnapf, auf einem Quetschpräparat sogar noch etwas weiter nach vorn verlagert erscheint. Ich füge hinzu, daß an allen Stellen, wo Queräste aus den Seitennerven austreten, kleine knotenartige Anschwellungen der Seitennervenstämme zu sehen sind, welche bei Totalpräparaten den Längsstämmen von außen anzuliegen scheinen und schon bei schwachen Vergrößerungen erkennen lassen, wo die Nerven aus den Längsstämmen austreten. Die Austrittspunkte sind von Stelle zu Stelle, ungefähr 30 an der Zahl, zu finden (Fig. 13 *N*). Die abgehenden Ästchen entspringen meist senkrecht nach außen und verlieren sich bald in den Maschen des Parenchyms. Querschnitte zeigen, daß die Längstämme sowie die Kommissur wie alle andern Organe von einer parenchymatischen Hülle umgeben sind, welche sich durch eine große Reihe eingelagerter Kerne auszeichnet. Das enge spongiöse Netzwerk, welches innerhalb dieser Hülle liegt, läßt feine Maschen erkennen, welche durch äußerst feine Fasern getrennt erscheinen. An den nicht verdickten Stellen ähneln die Querschnitte von *Amphilina* denen, die ZERNECKE (19, Figg. 53 und 54) für *Ligula* gibt, ganz. Längsschnitte der Seitenstämme, sowie der Kommissur unterhalb des Saugnapfes zeigen eine äußerst feine fibrilläre Struktur, in welcher ovale bläschenförmige Kerne in kleinen unregelmäßigen Zwischenräumen auftreten.

Es bleibt noch hervorzuheben, daß Lang die Kommissur, welche *Amphilina* am vorderen Ende der Seitenstämme aufweist und welche die beiden seitlichen Nervenstränge verbindet, auf die entsprechenden Teile der Trematoden zurückführt, z. B. von *Distomum hepaticum*. »In der Tat, denkt man sich den Pharynx dieses letzteren weg, so braucht die Kommissur nicht mehr in einem dorsalen Bogen zu verlaufen, sie kann hinter dem Saugnapf in gerader Linie die beiden seitlichen Verdickungen verbinden. Rückt sie weiter vom Mund-Saugnapf weg nach hinten, so haben wir das für *Amphilina* charakteristische Verhalten vor uns.«

Bei Gelegenheit der mitgeteilten Untersuchungen schien es ferner nicht unerwünscht, nach den älteren und meines Wissens letzten ausführlichen Mitteilungen über *Amphilina foliacea* von Salensky auch die Geschlechtsorgane in den Bereich der Arbeit zu ziehen und teils an Totalpräparaten, teils an Schnitten die Angaben Salenskys zu kontrollieren.

Seine Beobachtung, daß das weibliche und männliche Geschlechtsorgan »sich durch ein kurzes Rohr verbinden, welches von dem Receptaculum seminis zu einer der Windungen der Vesicula seminalis geht und damit die Kommunikation dieser beiden immer mit Sperma prall erfüllten Organe vermittelt« (15, S. 330), schien nach den Resultaten, welche bei andern Cestoden gefunden wurden, von vorn herein unwahrscheinlich. Nachdem zuerst diese Verhältnisse bei der vorliegenden Untersuchung nachgeprüft wurden, fanden sich auch weitere Angaben desselben Autors, welche sich durch meine Präparate nicht bestätigen ließen, so die Angabe, über die kompakte Natur der Dotterstöcke mit den löffelartig ausgebildeten Endorganen, welche am Beginn der paarigen Dottergänge zu finden sein sollen, weiter die Angaben über die Ausführungsgänge des weiblichen Geschlechtsapparates, insbesondere des Ootyps und der verschiedenen in dasselbe einmündenden Organe.

Ich gebe in folgendem eine kurze Übersicht über die Lage und Organisation des gesamten Geschlechtsapparates, kurz, insoweit die Untersuchungen Salenskys bestätigt sind; bei den Punkten, wo die Untersuchungen auseinandergehen, ist eine genauere Mitteilung eingeschaltet. In der übrigen Literatur finden wir ältere Angaben von G. Wagener (17) über die Dotterstöcke und das »rosettenförmige Organ« (17, S. 246), was »ganz dem Keimstock der Cestoden ähneln« soll. Grimm (8 und 9) berichtete später über den männlichen

Geschlechtsapparat, welchen Wagener unerwähnt ließ. Seinen Mitteilungen stehen die Angaben Salenskys gegenüber, welche denn auch durch ihre Ausführlichkeit und relative Genauigkeit besondere Beachtung verdienen.

Beginnen wir mit dem männlichen Geschlechtsapparat, so fallen auf gefärbten Quetschpräparaten sofort die Hodenbläschen auf, welche als runde oder annähernd ovale Körper in den ersten beiden Dritteln des Wurmes im Parenchym gelagert sind (Fig. 13*H*). Im ersten Drittel zahlreicher, nehmen sie nach hinten allmählich ab, um sich kurz vor den weiblichen Geschlechtsorganen ganz zu verlieren. Wo der Retraktor des Saugnapfes das Parenchym durchzieht, und in den ihn umgebenden Schichten des Bindegewebes, fehlen die Hodenbläschen, so daß die Gesamtanlage der Bläschen einen gegabelten Eindruck macht: vorn jederseits längliche mit Bläschen erfüllte Parenchymregionen, welche sich hinter dem Retraktor zu einer einzigen vereinen[1]. Auf Schnitten läßt sich feststellen, daß es der von den Exkretionsstämmen begrenzte Raum ist, in dem die Hodenfollikel gelagert sind, soweit derselbe nicht von den Uterusschlingen beansprucht wird. Schnitte zeigen ferner diese Bläschen mit Samenbildungszellen in den verschiedenen Phasen der Entwicklung erfüllt, während ein scharfer Kontur sie gegen das Körperparenchym abgrenzt. Salensky zeichnet in Fig. 11 einen Schnitt eines Samenbläschens, welcher nur darin mit meinen Befunden nicht übereinstimmt, daß er einen Ausführungsgang aufweist, wie ich ihn nicht fand. Die Ausführwege, welche die Spermatozoen benutzen, müssen bedeutend feiner sein und sich unmerklich vom Parenchym abheben, da ich selbst bei stärksten Vergrößerungen (Zeiss Apochromat) sie nicht verfolgen konnte. Die einzelnen Ausführgänge der Samenbläschen müssen sich vereinigen, sie treten erst hinter der Region der Hodenbläschen in Form eines einfachen Kanals in die Erscheinung, welcher ab und zu an seinem Ende noch den Zusammenfluß der Vasa efferentia in Form einer oder zweifacher Gabelung erkennen läßt. Die Vasa efferentia benachbarter Hodenfollikel scheinen sich zu vereinen und die so entstandenen Ausführgänge zweiter Ordnung ebenfalls zusammenzutreten, bis nach weiterem Zusammenfluß das Vas deferens entsteht. Wenigstens lassen die an Totalpräparaten beobachteten Gabelungen des Vas deferens in der Richtung nach den Hodenfollikeln zu, auf diesen Verlauf der Vasa

[1] Wenn in Fig. 13 die Region des Retraktors nicht vollständig von Samenbläschen frei erscheint, so ist dieses auf die Quetschung bei der Präparation zurückzuführen.

efferentia schließen. Das Vas deferens (Fig. 14 *Vd*) führt als einheitliche Sammelröhre sämtlicher Follikelsekrete an dem Ovarium vorbei und geht in seinem weiteren Verlauf in die Samenblase (*SB*) über, welche die Verlängerung desselben darstellt und in mannigfachen unregelmäßigen Windungen nach hinten und seitlich von den weiblichen Geschlechtsorganen liegt. Nach den mir zur Verfügung stehenden Präparaten und SALENSKYS Abbildungen scheint dieser Abschnitt eine bedeutende Fähigkeit zu besitzen, seine Form und sein Lumen je nach den Samenquantitäten, welche er zu beherbergen hat, zu regulieren. Während meine Abbildungen nur knotenartige, dunkelgefärbte Anschwellungen des Ausführgangs aufweisen, welche sich als Spermatozoenballen und Knäuel erweisen, zeichnet SALENSKY dicke schlauchartige Windungen, welche von Samenmassen prall erfüllt sind. Die Windungen des Samenbehälters verlaufen in ihrer Hauptrichtung nach hinten und gehen dann in den geraden und letzten Abschnitt der männlichen Geschlechtswege, den Ductus ejaculatorius (*De*) über, welcher am hinteren Ende des Wurmes median und randständig ausmündet. Gleich im Anfang schwillt dieser Abschnitt zu einer spindelförmigen Erweiterung an, welche sich durch äußerst starke zirkuläre Muskellagen, denen sich einige wenige Längsmuskeln nach dem Parenchym hin anschließen, auszeichnet. Die zirkuläre Muskulatur nimmt an Mächtigkeit mit dem Ende der Erweiterung ab, zieht sich aber, bis zur Ausmündung des Ductus ejaculatorius in relativ starker Ausbildung fort. Ansehnliche Komplexe akzessorischer Drüsen in birnförmiger Gestalt und mit dickkörnigem Inhalt finden sich in der Umgebung des Ausführungsganges und sind besonders am Übergang des kurzen stark muskulösen in den langen im Vergleich zu ersterem weniger kontraktilen Teil desselben besonders groß ausgebildet. Eine starke cuticulare Wand, welche stellenweise Zotten und Stächenbesatz erkennen läßt, schließt das Lumen von den umgebenden Geweben ab. Einige wenige — auf einem Querschnitt ein bis zwei — Kerne, welche bei Eosin-Hämatoxylinpräparaten sich deutlich absetzen und der cuticularen Auskleidung eng anliegen, bezeichnen die Zellzentren der die innere Wand des Ductus ejaculatorius bildenden Zellen.

SALENSKY beschreibt bei *Amphilina* eine birnförmige Blase, welche vorn an der gewundenen Samenblase mit ihrer breiten Basis festsitzt. Er bezeichnet diese Blase als Cirrusbeutel, da in ihr ein Penis ansetzt, welcher in den lang ausgezogenen hinteren Teil des Ductus ejaculatorius hineinragen soll (15, Fig. 14). Schon GRIMM hat einen Penis bei *Amphilina* beschrieben und einen Besatz von

feinsten Stacheln an ihm beobachtet. SALENSKY konnte seine Befunde nicht mit denen GRIMMS in Einklang bringen und bestreitet den Stachelbesatz. Er fand an der Spitze des Penis einige »in sehr geringer Anzahl« vorkommende »hakenförmige Gebilde« (15, S. 321). Sie sollen nach ihm mit den Embryonalhaken der jungen Larven vollkommen übereinstimmen und auch in derselben Zahl, nämlich zehn, auftreten.

Wie aus meinen oben wiedergegebenen Untersuchungen hervorgeht, vermisse ich einen Penis bei *Amphilina* ganz, sowohl auf Schnitten als auch bei Quetschpräparaten. Auch einen Hakenkranz, der auf Quetschpräparaten in Balsam leicht durch die Aufhellung unsichtbar werden könnte, habe ich auf Schnittserien nachdrücklich aber vergebens aufzufinden gesucht.

Gehen wir zur Betrachtung der Teile des weiblichen Geschlechtsapparates über, so ist zuerst das Ovarium (Fig. 14 *O*) zu erwähnen, welches ungefähr in der Mitte des letzten Körperdrittels als asymmetrisches gelapptes Organ zu finden ist. GRIMM beschreibt es als einen kugelförmigen Körper, jedoch konnte SALENSKY auch bei jüngeren Exemplaren diese Form niemals auffinden, sondern schreibt demselben eine unregelmäßige Gestalt zu. Der Versuch SALENSKYS dennoch das Ovarium in zwei »symmetrische ziemlich gleiche Hälften« zu zerlegen, da »die Grenze zwischen beiden durch den Insertionspunkt des Oviductes bestimmt werden kann«, scheint in Anbetracht der äußerst variabeln Form, welche das Ovarium je nach den Entwicklungszuständen annehmen kann, wenig glücklich. Auch bei Keimstöcken, welche anscheinend ihre Entwicklung noch nicht vollständig beendet haben, lassen sich paarige Drüsen, die aus zwei Drüsensäcken und einem Mittelstück, dem Keimleiter, bestehen, wie es in der Regel bei Cestoden der Fall ist, nicht feststellen. Will man besonders genau die Lage des Ovariums fixieren, so ließe sich sehr wohl der Satz aufstellen, daß das Ovarium in seiner Hauptmasse vom Oviduct aus mehr nach der Seite gelagert ist, an welcher das Vas deferens nicht an ihm vorbeizieht. Meine sowohl wie SALENSKYS Abbildungen (15, Fig. 2) ließen sich zum Beleg dafür heranziehen. Auf Schnitten läßt sich leicht feststellen, daß die Ausdehnung des Ovariums selbst bei stark entwickelten Geschlechtsorganen fast ausschließlich in transversaler und longitudinaler Richtung zunimmt, die einzelnen sackartigen Ausstülpungen dorsoventral jedoch den einmal erreichten Durchmesser beibehalten. Aus dem Ovarium führt ein kurzer Kanal, der Keimleiter, welcher die unbefruchteten Eier nach

dem Ootyp überführt, wo dieselben befruchtet und mit Dotterzellen versehen in ungedeckelte Schalen eingehüllt werden. Das Lumen des Ootyps ist die etwas erweiterte direkte Fortsetzung des Oviducts, in das einerseits die Vagina, sowie die Ausführgänge der Dotterstöcke und der Schalendrüse einmünden, und welches andrerseits aus sich den Uterus entspringen läßt.

Das zur Befruchtung erforderliche Sperma wird in einem Receptaculum seminis (*RS*) aufbewahrt, welches sich als beutel- oder sackartige Erweiterung der Vagina erweist, und, wie es scheint, bei geschlechtsreifen Tieren immer mit Spermatozoen angefüllt ist. Das Receptaculum steht durch einen kurzen engen Kanal einerseits mit dem Ootyp in Verbindung, andrerseits geht es in die langausgezogene Vagina (*Vg*) über. Eine scharf gegen das Parenchym sich abhebende kernhaltige Membran bildet seine Wandung, welche auch auf die eigentliche Vagina in derselben Ausbildung übergeht und das enge Lumen derselben umgibt. Eine weitere Verbindung des Receptaculums mit einer der Windungen der Samenblase, wie Salensky angibt, existiert nicht, so daß damit die Möglichkeit der Selbstbefruchtung, soweit sie innerhalb der Organisation unsres Wurmes liegt, ausgeschlossen erscheint. Die Vagina selbst zeigt vom Receptaculum bis zu ihrer Öffnung, entgegen den Salenskyschen Angaben, welcher hinter dem Receptaculum eine plötzliche Ausdehnung und allmähliche Verminderung des Lumens bis zur Öffnung hin beschreibt, dasselbe Kaliber; sie ist vom Receptaculum bis zur seitlich vom distalen männlichen Geschlechtsporus sich befindenden Öffnung, von unbedeutenden Krümmungen abgesehen, gerade gestreckt und mit akzessorischen Drüsen versehen, deren Kerne auf Schnitten im ganzen Verlauf die vaginale Röhre umgeben. Die Vagina scheint immer auf der Seite des Wurmes zu liegen, auf welcher die Vesicula seminalis des männlichen Organs zu finden sind, so daß eine Kreuzung von Vagina und Ductus ejaculatorius zustande kommt, welche nach meinen Präparaten konstant bei der stark muskulösen Erweiterung des Ductus ejaculatorius stattfindet (vgl. Salensky, Fig. 15).

Ein weiteres Organ, welches im Ootyp mündet, sind die paarigen Dotterstöcke (*D*). Sie ziehen sich als zwei langgestreckte Zellstreifen an beiden Seiten des Körpers, außerhalb der Längsstämme des Nervensystems hin und beginnen am vorderen Teil des Wurmes in der Nähe des Saugnapfes, um auf der Höhe des Ovariums oder je nach ihrer Ausbildung weiter hinten in die paarigen Dottergänge auszumünden. Die Zellen der Dotterstöcke liegen, auf Totalpräpa-

raten den Eindruck einer Kette ungeschliffener Korallen machend, mit Dotterschollen angefüllt unregelmäßig aneinander, sie zeigen deutliche Zellgrenzen und Kerne. Eine Membran, welche die Dotterzellen vom Parenchym abgrenzt, existiert nicht, vielmehr liegen die Dotterzellen an ihrer freien Seite dem parenchymatischen Grundgewebe an. Im Gegensatz zu SALENSKY, welcher die Dotterstöcke als »kompakte aus Zellen bestehende Körper« (S. 323) auffasst, stimmen meine Befunde mit denen von GRIMM (8) überein, welcher ein Rohr fand, das die Dotterstöcke durchsetzt, wenn auch Ausläufer, welche er beschreibt, nicht von mir gefunden wurden, sondern nur stellenweise geringe Ausbuchtungen des Kanals zu beobachten waren. Diese Ausbuchtungen des zentralen Kanals scheinen teilweise auf die asymmetrisch polyedrischen Dotterzellen zurückzuführen zu sein, welche epithelartig den Kanal umgeben, und das Lumen durch ihre ungleiche Form und ihren wechselnden Dotterinhalt bald weiter bald enger erscheinen lassen. Häufig erscheinen die Dotterzellenkomplexe in verschiedene Gruppen abgeteilt, welche dann von dem zentralen Gang untereinander verbunden werden (Fig. 15). Das Rohr, welches die Dotterstöcke in ihrer ganzen Länge durchsetzt, stellt einen Kanal dar, welcher nahezu am vordersten Ende der Dotterstöcke beginnt und sich zwischen den großen Dotterzellen hindurch windend bis zu den in das Parenchym eintretenden paarigen Dottergängen (*PD*) hinzieht. Diese bilden die Fortsetzung der in den Dotterstöcken liegenden Kanäle, wenden sich nach innen nnd vereinigen sich in der Mitte zu dem unpaaren Dottergang (*UD*), welcher die Dotterzellen in sich aufnimmt und nach vorn verlaufend zum Ootyp hinführt, in welches er in der Nähe des uterinalen Eingangs hinter, resp. unterhalb der Öffnung des Receptaculum seminis einmündet. Die paarigen sowie der unpaare Dottergang werden von Zellen mit großen Kernen gebildet, welche mit ihrem Protoplasma einen dicken Belag um das Lumen derselben bilden und nach innen durch eine cuticulare Ausscheidung das Lumen des Kanals begrenzen. SALENSKY beschreibt an der Stelle, wo die unpaaren Dottergänge von den Dotterstöcken abgehen, eine »löffelförmige Aushöhlung« derselben, »welche von dem Anfangsteil des Dotterganges umfaßt wird, so daß die Dottergänge an ihren Insertionsstellen trichterförmig erweitert sind« (S. 324). Aus dem oben Erwähnten geht hervor, daß die Dotterstöcke sowie die Ableitungswege anders beschaffen gefunden wurden, als der angeführte Autor angibt. Ebenso fand ich die verschiedenen Windungen, die der unpaare Dottergang, bevor er in das Ootyp mündet, machen

soll, nicht wieder. Die Verhältnisse liegen hier so deutlich, und der unpaare Dottergang erscheint auf meinen Präparaten so scharf durch Dotterinhalt vom umgebenden Gewebe abgesetzt, daß ich nicht wie Salensky »bei einiger Aufmerksamkeit nach den gefüllten Stellen auch den Verlauf des ganzen Rohres ergänzen« (S. 325) mußte.

Als letzter Teil des weiblichen Geschlechtsorgans, welcher zur definitiven Eibereitung dient, bleibt die Schalendrüse (*Sch D*) zu besprechen. Sie besteht aus einer großen Reihe birnförmiger einzelliger Drüsen mit hellem Inhalt und wenig Protoplasma, welche das Ootyp in mächtiger Schicht umgeben und mit Hilfe feinster Kanäle das Sekret in das Ootyp abgeben. Da die Drüsenzellen in fast gleicher Ausdehnung an allen Seiten des Ootyps ausgebildet sind, erscheint die Schalendrüse auf Totalpräparaten als dicker dunkler Belag des Ootyps in annähernd gleicher Form wie dieses.

Aus dem Ootyp gelangen die befruchteten und beschalten Eier in den Uterus (*U*), welcher die Fortsetzung des Ootyps darstellt. Der Uterus stellt ein je nach der stattgehabten Eiproduktion mehr oder minder dickes Rohr dar, welches zuerst nach hinten zieht, dann an der der vaginalen Öffnung gegenüberliegenden Seite nach vorn umbiegt, am vorderen Körperende wiederum sich zurückwendet und bis zu dem Ovarium verläuft, um zum drittenmal seine Richtung zu verändern und nach vorn zu gehen, wo am Saugnapf die Ausmündung stattfindet (Fig. 13 *U*). Die Hauptschlingen des Uterus sind durch viele kleine und besonders im letzten Abschnitt auch größere sekundäre Windungen zusammengesetzt.

Die Eier liegen meist dicht gepackt in dem Hohlraum und, wenn die Uteruswindungen weniger gefüllt sind, in einzelnen Ballen. Die uterinalen Wandungen bestehen aus einer Membran, welcher häufig Zellkerne anliegen. Nach dem Parenchym hin folgt eine spärlich ausgebildete Längsmuskulatur, welche weiter nach außen von stärkeren zirkulären Muskeln abgelöst wird. In den ersten Hauptwindungen tritt diese Muskulatur in schwächerem Maße auf, sie nimmt gegen das Ende jedoch bedeutend an Stärke zu, so daß kurz vor der Uterusöffnung dicke Muskelzüge, besonders Fasern der zirkulären Muskulatur, den Kanal umziehen. Die Öffnung des Uterus liegt entgegengesetzt den früheren Berichten nicht neben dem Saugnapf, sondern, wie Schnitte durch das Vorderende sofort zeigen, über demselben. Da das Ende des Uterus sowie der Saugnapf naturgemäß stark muskulös sind, so liegt die Gefahr nahe, daß bei der Quetschung des Wurms gelegentlich der Präparation die Uterusmündung künst-

lich verschoben wird und neben dem Saugnapf erscheint, wie das auch in meiner Figur dem Quetschpräparat entsprechend gezeichnet ist. Schnitte belehren jedoch eines andern.

Was die Funktion des weiblichen Geschlechtsapparates anbelangt, so ist dieselbe ohne weiteres verständlich. Die befruchtungsfähige Eizelle gelangt aus dem Ovarium durch den kurzen Oviduct in das Ootyp, wird dort durch Spermatozoen des der Vagina ansitzenden Receptaculums befruchtet, mit Dotterzellen ausgestattet und mit einer Schale umgeben. Sie gelangt von dort in den Uterus, in dem sie einen großen Teil ihrer Entwicklung durchmacht und wird mittels des Muskelbelags weiterbefördert und zuletzt nach außen entleert.

Es würde zu weit führen, meine Beobachtungen im einzelnen denen SALENSKYS gegenüberzustellen, besonders da teilweise unsre Auffassungen bedeutend divergieren. Wie man sieht, ist der Geschlechtsapparat in den Teilen, welche der definitiven Eibereitung dienen, dem Ootyp und den in dasselbe einmündenden Kanälen bedeutend einfacher und übersichtlicher gebaut, als SALENSKY angibt. Auch die Schalenbildung ist durch die Organisation der an derselben beteiligten Hohlräume weniger kompliziert, wie es nach SALENSKY den Anschein hat. Da das Ootyp unvermittelt in den Uterus übergeht, so ist ein durch die muskulösen Elemente bewirktes Weiterschieben der befruchteten und beschalten Eier ausreichend, um sie in den Uterus gelangen zu lassen und die Schale kann am Ende des Ootyps von vornherein in ihrer definitiven Ausbildung das Ei mit den Dotterzellen umhüllen, ohne zuvor den von SALENSKY beschriebenen zeitweiligen trichterförmigen Bau anzunehmen.

Tübingen, im Oktober 1903.

Literaturverzeichnis.

1. H. BETTENDORF, Über Muskulatur und Sinneszellen der Trematoden. Zool. Jahrbücher. Abth. f. Anat. u. Ontog. Bd. X. 1897.
2. F. BLOCHMANN, Die Epithelfrage bei Cestoden und Trematoden. Vortrag gehalten auf der 6. Jahresvers. der Deutsch. Zool. Gesellsch. zu Bonn. 1896.
3. F. BLOCHMANN u. H. BETTENDORF, Über Muskulatur und Sinneszellen der Trematoden. Biolog. Centralblatt. Bd. XV. 1895.
4. M. BRAUN, in BRONNS Klassen und Ordnungen des Thierreichs. Bd. IV. Abth. 1. b, Cestoden. 1894—1900.

5. JOH. G. BREMSER, Icones helminthum systema Rudolphii entozoologicum illustrantes. Viennae 1824.
6. G. BUGGE, Zur Kenntnis des Exkretionsgefäßsystems der Cestoden und Trematoden. Zool. Jahrbücher. Bd. XVI. Heft 2. 1902.
7. F. DUJARDIN, Histoire Naturelle des helminthes ou vers intestinaux. Paris 1845.
8. O. GRIMM, Zur Anatomie der Binnenwürmer. Diese Zeitschr. Bd. XXII. 1872.
9. O. GRIMM, Nachtrag zum Artikel des Herrn SALENSKY: Über den Bau und die Entwicklungsgeschichte der Amphilina. Diese Zeitschr. Bd. XXV. 1875.
10. A. LANG, Untersuchungen zur vergleichenden Anatomie und Histologie des Nervensystems der Plathelminthen. III. Mittheil. der Zool. Station zu Neapel. Bd. II. 1881.
11. A. LOOS, Die Distomeen unserer Fische und Frösche. Bibliotheca zoologica. Heft 16. Stuttgart 1894.
12. TH. PINTNER, Untersuchungen über den Bau des Bandwurmkörpers, mit besonderer Berücksichtigung der Tetrabothrien und Tetrarhynchen. Arbeiten a. d. zool. Institut der Univ. Wien. Bd. III.
13. G. RIEHM, Über die exkretorischen Kanäle des Schistocephalus dimorphus. Zeitschr. für Naturwissenschaften. Bd. LXV. Heft 3. 1892.
14. C. A. RUDOLPHI, Entozoorum Synopsis. S. 83 u. 340. Berol. 1819.
15. W. SALENSKY, Über den Bau und die Entwicklungsgeschichte der Amphilina G. Wagen. (Monostomum foliaceum Rud.). Diese Zeitschr. Bd. XXIV. 1874.
16. A. SCHNEIDER, Neue Beiträge zur Kenntnis der Plathelminthen. Zool. Beiträge. Bd. I. Breslau 1885.
17. G. WAGENER, Über Amphilina foliacea (Monostomum foliaceum Rud.). Archiv f. Naturgeschichte. 24. Jahrg. I. Bd. Berlin 1858.
18. K. WEDL, Helminthologische Notizen. Sitzungsberichte d. kais. Akademie der Wissenschaften. Bd. XVI. S. 371. Wien 1855.
19. E. ZERNECKE, Untersuchungen über den feineren Bau der Cestoden. Zool Jahrbücher. Abth. für Anat. und Ontog. Bd. IX. 1896.
20. F. ZSCHOKKE, Recherches sur la structure anatomique et histologique des Cestodes. Mém. de l'Institut nationale Genèvois. T. XVII. 1886—1889.

Erklärung der Abbildungen.

Zeichenerklärung:

C, Cuticula;
D, Dotterstock;
De, Ductus ejaculatorius;
DM, Diagonalmuskel;
DVM, Dorsoventralmuskel;
ES, Exkretionsgefäß;
EZ, Epithelzelle;
FEZ, Fortsätze der Epithelzellen;
H, Hodenfollikel;
KZ, Parenchymzelle mit Kalkkörperchen;
LM, Längsmuskel;
M, Myoblast;
MS, männliche Geschlechtsöffnung;
N, Längsnervenstamm;
O, Ovarium;
PD, paariger Dottergang;
PK, Parenchymkerne;

PZ, Parenchymzelle;
RS, Receptaculum seminis;
S, Saugnapf;
SB, Samenblase;
SchD, Schalendrüse;
SM, subcuticulare Muskeln;
SR, Retraktor des Saugnapfes;
TM, Transversalmuskeln;
TZ, Terminalzelle;
U, Uterus;
UD, unpaariger Dottergang;
UO, Uterusöffnung;
Vd, Vas deferens;
Vg, Vagina.

Sämtliche Zeichnungen sind mit Hilfe von Apochromaten (Zeiss) und der Camera lucida ausgeführt.

Tafel XXV und XXVI.

Fig. 1. Querschnitt. Epithelzelle mit ihren an die Cuticula herantretenden Fortsätzen. Thionin-Ammoniummolybdänat. Vergr. 753.

Fig. 2. Längsschnitt. Epithelzelle. In dem dendritischen Geflecht der nach der Cuticula hinziehenden Fortsätze ist ein Parenchymkern mit Spuren von Protoplasma sichtbar. Thionin-Ammoniummolybdänat. Vergr. 753.

Fig. 3. Schräger Flächenschnitt, der die oberflächlichen Vertiefungen der Cuticula rechts getroffen hat. Von rechts nach links folgen der subcuticularen Muskulatur die Längsmuskeln, Diagonal- und Transversalmuskeln. Die Epithelzellenfortsätze sind ebenso wie die Zellen selbst quer getroffen. Die Parenchymkerne reichen bis in die Nähe der Cuticula. Eosin-Hämatoxylin. Vergr. 288.

Fig. 4. Querschnitt. Eine Reihe der kontraktilen Fasern der subcuticularen Muskellage längs getroffen. Einige Parenchymzellen mit Kalkkörperchen, welche teilweise oder ganz durch die Präparation zugrunde gegangen sind, liegen außerhalb der Transversalmuskeln. Tetrabromfluorescin-Triphenilrosanilintrisulfosaurer Kalk. Vergr. 753.

Fig. 5. Längsschnitt. Der Dorsoventralmuskel durchbricht nach einigen Teilungen die peripheren Muskellagen und löst sich in die einzelnen Fasern auf. Tetrabromfluorescin-Triphenilrosanilintrisulfosaurer Kalk. Vergr. 753.

Fig. 6. Querschnitt. Dorsoventrale Muskelfaser mit Myoblast. Eosin-Hämatoxylin. Vergr. 663.

Fig. 7. Querschnitt durch das Vorderende. Parenchymzelle mit Ausläufern Thionin-Ammoniummolybdänat. Vergr. 1030.

Fig. 8. Querschnitt durch das Vorderende. Parenchymzelle mit Ausläufern und Kalkkörperchen. Thionin-Ammoniummolybdänat. Vergr. 663.

Fig. 9 *a—c*. Terminalzellen mit Wimpertrichtern in verschiedener Form. Größe sowie Anordnung der einzelnen Wimpertrichter- und Flammen divergieren. Eosin-Hämatoxylin. Vergr. 753.

Fig. 10. Doppeltkonturierte Kanäle des Exkretionsgefäßes letzter Ordnung vereinigen sich zu einem Gefäß vorletzter Ordnung. Links umgibt das Gefäß eine ringförmige Zelle, deren Protoplasma das Gefäß umgreift und dasselbe begleitet. Die Gefäße sind teilweise angeschnitten. Eosin-Hämatoxylin. Vergrößerung 1030.

Fig. 11. Injektionspräparat mit Berlinerblau, die Hauptstämme des Exkretionsorgans und den Porus excretorius zeigend. Schwach vergrößert. Das Exemplar ist 18,2 mm lang (nach Quetschung).

Fig. 12 *a—c*. Schnitte durch Hauptstämme des Exkretionsorgans. Die Stämme sind doppelt konturiert und lassen an Stellen, wo die Konturen auseinanderweichen, Kerne mit ansehnlichen Protoplasmamengen erkennen. *a*, Eosin-Hämatoxylin; *b* und *c*, Thionin-Ammoniummolybdänat. Vergr. 1030.

Fig. 13. Totalpräparat. Boraxkarmin. Das Exemplar ist 19,8 mm lang (nach Quetschung). Schwach vergrößert.

Fig. 14. Totalpräparat. Boraxkarmin. Das Hinterende stärker vergrößert, um die Geschlechtsorgane zu zeigen.

Fig. 15. Querschnitt durch den Dotterstock und den ihn durchsetzenden Kanal. Eosin-Hämatoxylin. Vergr. 375.

Zur Morphologie des Insektenkopfes.

I. Zum metameren Aufbau des Kopfes der Chironomuslarve.

Von

Nils Holmgren.

Aus dem zootomischen Institut zu Stockholm.)

Mit Tafel XXVII und XXVIII.

Das Problem der Metamerie des Insektenkopfes ist von verschiedenen Forschern bearbeitet worden; es liegt aber nicht im Bereiche meiner Aufgabe über alle die Versuche zu berichten, welche im Laufe der Zeit das Tageslicht erblickt haben; ich muß mich hier auf einige der jüngsten beschränken. Die älteren erwähne ich nur flüchtig, ohne mich näher auf ihre Angaben einzulassen.

Die Frage ist von drei verschiedenen Seiten aus in Angriff genommen worden[1]. Die älteren Forscher begnügten sich mit einer rein äußeren Untersuchung des Objekts und schlossen vom Vorhandensein rein äußerer Strukturen, Linien, Nähten, Bindehäuten usw. auf die Zahl und Verbreitung der Segmente. Neueren Forschern wurde es aber bald klar, daß die Frage nicht mit solcher Leichtigkeit gelöst werden konnte. Sie benutzten deshalb die Embryologie und Anatomie des Insektenkopfes als Mittel um Kriterien aufzusuchen.

Zur Orientierung über die Auffassung älterer Forscher mögen folgende summarische Angaben genügen.

So unterschied nach Packard (1898), Burmeister im Insektenkopf zwei, Carus und Auduoin drei, Macleay und Newman vier, Strauss-Dürckheim sieben, Huxley (1878) sechs und Meinert (1881) außer einer »Lamina cephalica« drei Segmente.

Ohne mich über diese Angaben zu äußern, gehe ich zu den

[1] Den meisten »Entomologen«, den zoographischen, ist die Metamerie des Insektenkopfes vollständig gleichgültig.

Forschern über, welche die Frage auf embryologischer Basis angegriffen haben.

Newport war der erste, der einen Schritt in dieser Richtung tat, indem er schrieb: »It is only by comparing the distinctly indicated parts of the head in the perfect insect with similar ones in the larva that we can hope to ascertain the exact number of segments of which it is composed[1].« Im Anschluß hieran fand er, daß der Kopf von *Hydrous piceus* aus vier Segmenten zusammengesetzt sei. Er bezeichnete aber diese Segmente als »Subsegmente«, weil sie zusammen ein Ganzes, den Kopf, bilden.

Auf embryologische Befunde gestützt, bestimmte Packard (1871) die Zahl der Kopfsegmente auf vier; zu demselben Resultat kam Graber (1879).

Als grundlegende Arbeiten für die Auffassung des Insektenkopfes muß man die Arbeiten Pattens (1884), Viallanes (1887) und Wheelers (1889) bezeichnen. Sie untersuchten nämlich die Genesis und den anatomischen Bau des Gehirns verschiedener Insekten und fanden, daß das obere Schlundganglion aus drei Primärganglien besteht. (Dazu kommen nach Carrière (1890) und Heider (1889) die Eingeweideganglien.) Da ja zu jeder Neuromere ein Körperabschnitt gehört, so dürfte der primäre Kopfabschnitt aus drei Segmenten bestehen. Da Patten und Wheeler das Ganglion frontale aber zu den Gehirnganglien rechneten, wurde ihre Auffassung etwas verschieden. Hierauf komme ich jedoch unten zurück.

Außer dem primären Kopfabschnitt, über welchen die Meinungen, wie aus der Seite 442 gegebenen Übersicht hervorgeht, ziemlich verschieden sind, gehören, nach der übereinstimmenden Meinung der meisten Forscher [Heymons (1895, 1, 2; 1896; 1897, 1, 2, 5), Heider (1889), Weismann (1863), Wheeler (1889), Carrière (1890), Bürger (1897), Patten (1884), Janet (1899, 2) u. a.], drei Kiefersegmente, das Mandibularsegment, das erste Maxillarsegment und das zweite Maxillarsegment zur Bildung des Kopfes. Nur Bengtson (1897) und Folsom (1899, 1900) sind abweichender Meinung. Die Bengtsonsche Auffassung, welche sich auf Untersuchungen einer Dipterenlarve stützt, werde ich unten näher besprechen; über die Folsomsche kann ich mich leider nicht äußern, da meine Studien über die Apterygoten hierzu nicht ausreichen.

Nur zwei Forscher, Bengtson (1897) und Janet (1899, 2) ver-

[1] Zitiert nach Packard (1898).

suchten es, den morphologischen Aufbau des Insektenkopfes anatomisch zu begründen.

Die Bengtsonsche Arbeit, welche eine Fülle von topographisch-anatomischen Tatsachen darbietet, bildet sozusagen das Verbindungsglied zwischen den älteren und den jüngeren Forschern über diese Fragen. Seine Arbeit ist nämlich auf äußere Merkmale basiert; er hat aber als Kriterien seiner Auffassungen in verschiedenen Fragen anatomische Verhältnisse verwendet. Da er aber der Anatomie des Kopfes allzu wenig Aufmerksamkeit gewidmet hat, so kommt er oft zu Schlußfolgerungen, welche nicht zutreffend sind.

Nach Bengtson besteht der Kopf der *Phalacrocera*-Larve außer dem »primären Kopfabschnitt« aus folgenden vier Metameren in nachstehender Ordnung: dem Mandibularsegment, dem Endolabialsegment, dem Maxillarsegment und dem Ektolabialsegment.

In der Metameriefrage des ausgebildeten Insektenkopfes, über welche Packard (1898) sagt: ». . . . if we confine ourselves to the imago alone, it is impossibel to arrive at a solution of the problem,« tritt mit Janet (1899, 2) eine neue Epoche ein.

Die Janetsche Arbeit (1899, 2) bietet einen sehr beachtenswerten und originellen Versuch dar, die Metamerie des völlig entwickelten Insektenkopfes auf rein anatomischem Weg zu bestimmen. Er geht von der ohne Zweifel vollständig richtigen Voraussetzung aus, daß zu jeder Metamere, eine Neuromere, eine (paarige) Myomere und ein Extremitätenpaar gehöre. Nun bestimmt er die Grenzen jeder Metamere in der Weise, daß er an der Kopfkapsel die Ursprungsstellen der Muskeln einzeichnet. Hiernach umgrenzt er die Organe (Muskelursprungsflächen, Appendiculärorgane, Sinnesorgane), welche von ein und derselben Neuromere innerviert werden, mit einer Linie, welche offenbar der Grenzlinie der wirklichen Metamere nahe kommt. Ferner postuliert er mit Recht, daß jede Metamere ursprünglich ringförmig ist.

Auf diese hier skizzierte Weise bestimmt er die Zahl der Kopfmetamere von *Myrmica* und *Vespa* auf neun. Siehe die tabellarische Übersicht.

In der folgenden tabellarischen Übersicht (S. 442) habe ich die wichtigeren Angaben über die Segmentierung des Insektenkopfes zusammengestellt. Aus derselben geht hervor, daß die Frage über den segmentalen Aufbau des Insektenkopfes durchaus nicht gelöst ist, sondern noch die verschiedensten Auffassungen zuläßt.

Im vorliegenden Aufsatz habe ich mir die Aufgabe vorgelegt,

	Weismann (1863), Heymons (1895, 1, 2, 3 u. a.), Heider 1889)	Patten (1884)	Wheeler (1899), Carrière (1890), Carrière und Bürger (1897)	Viallanes (1887) (Holmgren, diese Arbeit)	Bengtson (1897)	Folsom (1899, 1900)	Janet (1899)
Primärer Kopfabschnitt	I. Oralsegment (Ocellarsegm.)	I. Gehirnsegm. (?)	I. Oberlippensegment	I. Augensegm.		I. Oralsegm.	I. Protostomodealsegment
		II. Oberlippensegment	II. Gehirnsegm.				II. Deutostomodealsegment
							III. Tritostomodealsegment
							IV. Protocerebralsegment
	II. Antennensegm.	III. Antennensegment	III. Antennensegment	II. Antennensegment	Primärer Kopfabschnitt (trägt Augen und Antennen)	II. Antennensegment	V. Deutocerebralsegment (Antennensegment)
	III. Vorkiefersegm.	IV. Vorkiefersegment	IV. Vorkiefersegment	III. Oberlippensegment		III. Vorkiefersegment	VI. Tritocerebralsegment (Postantennalsegment)
Sekundärer Kopfabschnitt	IV. Mandibularsegment	V. Mandibularsegment	V. Mandibularsegment	IV. Mandibularsegment	? Mandibularsegment	IV. Mandibularsegment	VII. Protognathalsegment (Mandibularsegment)
					? Endolabialsegment	V. Superlingualsegm.	
	V. 1. Maxillarsegment	VI. 1. Maxillarsegment	VI. 1. Maxillarsegment	V. Maxillarsegment	? Maxillarsegm.	VI. 1. Maxillarsegment	VIII. Deutognathalsegment (1. Maxillarsegment)
	VI. 2. Maxillarsegment (Labialsegment)	VII. 2. Maxillarsegment	VII. 2. Maxillarsegment (Labialsegm.)	VI. Labialsegm.	? Ektolabialsegment	VII. 2. Maxillarsegment (Labialsegment)	IX. Tritognathalsegment (2. Maxillarsegment, Labialsegment)

von denselben Prinzipien wie Janet ausgehend, die Metamerengrenze an der Kopfkapsel der *Chironomus*-Larve zu bestimmen. Ebenso werde ich hier einige anatomische Fragen zur Behandlung aufnehmen. Daß meine Untersuchung bedeutend an prinzipiellem Wert verliert, nachdem die Janetsche Arbeit erschienen ist, ist klar. Obgleich die leitenden Prinzipien aber dieselben wie die Janetschen gewesen waren, stimmen die daraus hervorgegangenen Resultate doch nicht mit den Janetschen überein. Ich glaube deshalb, daß diese meine Untersuchung mir ein Recht zur Teilnahme an der Diskussion der morphologischen Natur des Insektenkopfes gewährt. Im einzelnen kann für ihre raison d'être die Tatsache sprechen, daß es über die Anatomie des Kopfes der Dipterenlarve keine eingehendere anatomische Untersuchung gibt. Denn die Bengtsonsche scheint schon von vornherein allzu unwahrscheinliche theoretische Begründungen vorzulegen, als daß man sie a priori für zuverlässig halten könnte. Ferner scheint es mir, als wäre diese meine Untersuchung ein notwendiger Ausgangspunkt für das Verständnis des Kopfbaues andrer Dipterenlarven, wie z. B. der mit reduziertem Kopf ausgerüsteten. Ehe man nämlich sich über die Reduktion ein Bild schaffen kann, muß man die Morphologie des wohlentwickelten Kopfes kennen, um aus einer solchen Kenntnis Vergleichungspunkte erhalten zu können.

Der Kopf der *Chironomus*-Larve hat als Gegenstand embryologischer Untersuchungen gedient. Weismann (1863) [und Miall und Hammond (1900)] haben die Genese des Kopfes in verdienstvoller Weise behandelt. Ich kann diese Untersuchung somit gut als Kriterium meiner eignen gebrauchen.

Der äußere Bau des *Chironomus*-Kopfes wurde von Brauer (1883), Meinert (1886), Miall et Hammond (1892, 1900) u. a. bearbeitet. Diesen Arbeiten entnehme ich, was ich für meinen Zweck brauche. Ebenso war mir die Bengtsonsche Untersuchung in vielen Fällen von nutzen.

Die oben citierten Arbeiten von Miall und Hammond lieferten mir bei der ersten Orientierung meiner Schnitte, besonders betreffend die Lage der imaginalen Organe, gute Dienste. Dasselbe kann ich von der Weismannschen Untersuchung (1866) über die postembryonale Entwicklung der Dipterenlarve sagen.

Bei diesen Untersuchungen bediente ich mich hauptsächlich der Schnittmethode. Durch den *Chironomus*-Kopf wurden Schnittserien (von 6 μ Dicke) angefertigt, aus welchen die inneren Organe mittels der Projektionsmethode rekonstruiert wurden. Makroskopische Prä-

paration habe ich nur seltener, so z. B. beim Studium der Schlundganglien, Nervenwurzeln usw., benutzt.

Äußere Beschreibung des Kopfes der Chironomuslarve.

Ehe wir zum eigentlichen Thema dieser Untersuchung übergehen, möchte es notwendig sein, eine äußere Beschreibung des *Chironomus*-Kopfes vorauszuschicken[1].

Der Kopf ist verhältnismäßig klein, von ovaler Form, nach hinten ein wenig ausgebreitet, in dorso-ventraler Richtung abgeplattet. Der dorsale hintere Rand streckt sich weiter nach hinten als der ventrale. Die Mitte der Dorsalfläche wird von einer schmalen dreieckigen Platte, dem Clypeus (Fig. 1, 18 *Clyp*), eingenommen, dessen Seitenränder nach hinten konvergieren, bis sie nahe am Hinterrande des Kopfes zusammenstoßen. Vorn strekt sich diese Platte zwischen den Antennen hervor, um vor diesen mit einer scharfen queren Kante zu enden. An den beiden Seiten des Clypeus wird der Kopf von einer über den Lateralteil desselben gebogenen Platte (»Ventralplatte«) gebildet, die dorsalwärts vom Clypeus und der Antennenbasis (Fig. 18 *ant.w*), ventralwärts von einer ziemlich breiten, stark chitinisierten Platte, Mentum (Fig. 5 *m*) und Submentum (Fig. 5 *Sm*), begrenzt ist. An den Seitenteilen des Kopfes sind vorn die zwei Paar Augen gelegen, das eine mehr oder weniger dorsal, das andre ein wenig lateral. Vor dem Clypeus liegt das Labrum (Oberlippe, Fig. 18 *Lab*), das nach der Ventralseite des Kopfes so umgebogen ist, daß der freie Rand mehr oder weniger nach hinten gerichtet ist. Dieser ist mit einer Anzahl Zähnchen bewaffnet. In der Mitte dieser ventralwärts gerichteten Fläche ist eine viereckige Partie, Epipharynx (Fig. 1, 18 *Ep*), welche von einer Chitinverdickung umgeben, mit paarig gelegenen Bürsten und Zähnen bewaffnet ist. Die Ventralseite des Kopfes ist von einer großen, vorn in der Quere zweigeteilten Platte, die apical mit einer Anzahl starker, schief nach vorn und oben gerichteter Chitinzähnchen oder Bürsten ausgerüstet ist, gebildet. Diese Platte repräsentiert, wie aus dem Untenstehenden hervorgehen wird, ein Mentum und ein Submentum.

Die Appendicularorgane des Larvenkopfes werden von den Antennen, den Mandibeln, den ersten Maxillen und den zweiten Maxillen (Endolabium) repräsentiert.

Die Antennen sind kurz, fünfgliedrig. Das Basalglied (Fig. 18

[1] Zum Vergleich verweise ich auf die Arbeiten von Miall u. Hammond (1900), Meinert (1886) usw.

Ant.w) ist ziemlich breit. An der Seite desselben ist ein ringförmiges Organ gelegen, das von MEINERT (1886) und MIALL und HAMMOND (1900) als ein Sinnesorgan aufgefaßt ist. Die übrigen Antennenglieder sind kurz, schmal. Von der Spitze des Basalgliedes entspringt eine lange blattähnliche Borste.

Die Mandibeln sind ziemlich kräftig, an der Innenseite mit drei bis vier spitzen, groben Zähnchen versehen. Wenigstens bei älteren Larven sind diese Zähne ventralwärts gerichtet, um ihren mentalen und endolabialen Antagonisten zu begegnen.

Die ersten Maxillen sind ziemlich wohlentwickelt. Ihr Basalglied ist ein wenig bläschenförmig. Ihr innerer Rand ist in eine kegelförmige Partie ausgezogen, die einige Bürsten und ein blattähnliches Zähnchen trägt. Die Maxillarpalpe ist schwach kegelförmig, mit kurzen, apicalen Papillen.

Die zweiten Maxillen sind miteinander verschmolzen und bilden das »Endolabium« (Fig. 5 *end*) der Autoren, dessen Vorderrand mit ziemlich kräftigen Zähnchen oder Bürsten bewaffnet ist. Ihre Lage und Aussehen wird durch Taf. XXVIII, Fig. 10 der MIALL und HAMMONDschen Arbeit beleuchtet. Ich weise in bezug hierauf auf diese Tafel hin. Dorsal vom »Endolabium« ist eine wohlentwickelte Ausstülpung, die von MIALL und HAMMOND als »Lingua«, von BENGTSON (für *Phalacrocera*) als »Hypopharynx« (Fig. 5 *hyp*) bezeichnet ist. Zwischen diesem »Hypopharynx« und dem »Endolabium« münden die beiden Glandulae labii (Fig. 5 *gl.lab*).

Die Terminologie, die ich in dieser Beschreibung gebraucht habe, und die Auffassung von dem Bau des Insektenkopfes, auf welche diese Beschreibung sich stützt, stimmt nicht mit der Auffassung, welche WEISMANN (1863), MIALL und HAMMOND (1900), BRAUER (1883), MEINERT (1886), BENGTSON (1897) u. a. vorher vertreten haben, überein.

Der innere Bau des Chironomuskopfes.

Was bei einer anatomischen Untersuchung des Kopfes der *Chironomus*-Larve sich zuerst bemerkbar macht, ist die übrigens bei Dipterenlarven gewöhnliche Tatsache, daß das Zentralorgan des Nervensystems nicht seine Lage in der Kopfkapsel hat[1]. Es ist aus dieser ausgewandert und man findet es in dem ersten Thorakalsegment. BRAUER (1883) charakterisiert die Gruppe der Eucephalen, wozu er *Chironomus* rechnet, folgendermaßen: »Larven mit vollständig

[1] Vgl. MIALL und HAMMOND (1900, S. 30—31).

differenziertem Kopf, welcher die ersten Ganglien und zuweilen Augen enthält« usw. Dies ist somit keine Diagnose, welche auf wenigstens alle *Chironomus*-Arten paßt.

Die Auswanderung des Cerebralganglions aus dem Kopf veranlaßt BRAUER (l. c.), den Kopf der Dipterenlarven, wo solch eine Auswanderung vorkommt, als eine »Kieferkapsel« zu bezeichnen. Dem BRAUERschen Beispiel folgt BENGTSON. Diese Verfasser schreiben somit dem Kopf als notwendige Attribute darin eingeschlossene Ganglien zu. Daß diese Betrachtungsart nicht wissenschaftlich berechtigt ist, geht aus der Tatsache hervor, daß beispielsweise bei dem *Chironomus*-Embryo sowohl obere wie untere Schlundganglien in der »Kieferkapsel« liegen. Ich hebe dies hervor, weil ich es für gänzlich unwissenschaftlich halte, rein morphologische Begriffe mit physiologischen Benennungen zu beladen. Dies kann höchstens Verwirrung und Mißverständnis über den wahren morphologischen Wert hervorrufen, wie wir es betreffend »Epipharynx«, »Hypopharynx«, »Lingua« usw. finden. Ich bezeichne also den *Chironomus*-Kopf als einen vollständigen Kopf, obgleich die Schlundganglien daraus ausgewandert sind, denn die Kopfganglien gehören morphologisch zum Kopf, mögen sie im (Thorax oder im) »Kopf« liegen, oder nicht. Es ist nicht nur die äußere lineare Begrenzung, welche die Grenzen des Kopfes bildet, sondern es gibt auch eine innere, und die Begrenzung ist keine Linie, sondern eine krumme Fläche. Diese Fläche umfaßt natürlich auch die Schlundganglien.

Muskulatur des Chironomuskopfes.

Die Muskulatur des Dipterenkopfes ist nie gründlich studiert worden. Freilich teilt BENGTSON (l. c.) einiges über diesen Gegenstand mit. Dies ist aber von morphologischem Gesichtspunkt aus so gut wie völlig unverwendbar, wenigstens für meine Zwecke. Er beschreibt nämlich nur die Anhaftstellen an den Appendicularorganen, ohne die Ursprungsstellen an der Kopfkapsel näher zu bestimmen. Ferner bringt er keine Angaben über die Innervation der Muskeln. Ich kann somit von den BENGTSONschen myologischen Beobachtungen nichts für meinen Zweck verwerten[1].

Die Muskelstudien, welche von PANTEL und WANDOLLEK in der

[1] MIALL hat auch ein wenig über die Muskulatur des *Chironomus*-Kopfes mitgeteilt. Seine Angaben sind auch de facto richtig, nur einige der z. B. in Fig. 19 gezeichneten Muskeln sind nicht diejenigen, welche die Bezeichnungen angeben, Mandibularmuskeln, sondern es sind Labralmuskeln.

Literatur niedergelegt sind, kann ich auch nicht verwenden, da sie sich auf sehr stark umgewandelte Arten beziehen, die es ganz unmöglich machen, sichere Homologien aufzustellen. Auch hier vermißt man Angaben über die Innervation.

Labrale Muskeln.

Die Labralmuskeln sind zweierlei Art, nämlich solche, welche sowohl am Labrum und Clypeus entspringen als an diesen inserieren, und solche, welche nur am Labrum oder Clypeus entspringen, aber am Darmkanal inserieren.

Die ersteren sind: Musculus retractor labri medialis (Musculus adductor labri) (*m.r.l.m*), M. retractor labri lateralis (M. abductor labri) (*m.r.l.l*) und Musculi constrictores labri (*m.constr.lab*).

M. retractor labri medialis (Fig. 2, 5, 18; *m.r.l.m*) entspringt nahe der Mediallinie des Kopfes nahe der Mitte des Clypeus. Sein Ursprung ist kräftig und die Ursprungsfläche ist ziemlich lang, wenig breit. Der Muskel streckt sich vorwärts, ein wenig lateralwärts gerichtet und inseriert auf der Ventralseite des Labrum, nahe dessen Basis ein wenig lateral von der Mittellinie desselben.

M. retractor labri lateralis (Fig. 3, 18; *m.r.l.l*) ist ein langer gleich breiter, ziemlich kräftiger Muskel, der ein wenig hinter und lateralwärts von dem vorigen entspringt. Er inseriert lateral, nahe dem ventralen Vorderrand des Labrums.

Mm. constrictores labri (adductores epipharyngis) (Fig. 1, 5, 18; *m.constr.lab*) bestehen aus drei Paar kurzen, schwachen Muskeln, welche nahe am Vorderrand des Labrums nahe der Mittellinie so entspringen, daß ihre Ursprungsstellen in einer Reihe, parallel der Mittellinie des Labrums, liegen. Sie inserieren ebenso in einer Reihe auf den verdickten Seitenrändern des Epipharynx (Fig. 1, 5 *Ep*). Sie dienen zur Bewegung des eigentümlichen Zahnapparates, der hier vorhanden ist.

Die Muskeln des Nahrungskanals.

Die Muskeln des Darmes sind von zwei verschiedenen Arten, nämlich teils solche, welche dem Darm allein, teils solche, welche zugleich andern Teilen des Kopfes angehören.

Die ersteren sind die sog. Mm. circumcirculares (Fig. 5 *Drm*) pharyngis und oesophagi. Sie bilden eine einfache Ringmuskellage. Weiter gehört zu dieser Klasse von Muskeln der M. retractor tubae buccalis inferior (Fig. 4, 5 *m.r.t.b.i*). Dieser paarige äußerst schwache

Muskel entspringt von dem ventralen Teil der Tuba buccalis und streckt sich der Ventralseite des Nahrungsrohres entlang nach hinten in den Thorax hinein. Dieser Muskel bildet die ganze Längsmuskulatur des stomodäalen Teils des Nahrungskanals.

Zu den Muskeln des Nahrungskanals gehören ferner folgende vom Clypeus entspringende Muskeln: M. retractor tubae buccalis superior (Fig. 2, 3, 5, 18 *m.r.t.b.s*) und Mm. dilatatores pharyngis I, II, III, IV und V (Fig. 2, 5, 18 *m.d.ph*).

M. retractor tubae buccalis superior ist ein sehr kräftiger, paariger Muskel, der mit ovaler, nahe der Medianebene gelegener Ursprungsfläche, unmittelbar (obschon der Mittellinie mehr genähert) hinter dem M. retractor labri lateralis entspringt. Er verläuft, sich stark verjüngend, nach vorn ventral- und ein wenig lateralwärts, um an der Grenze zwischen Tuba buccalis und Pharynx zu inserieren.

Die Mm. dilatatores pharyngis sind drei Paar gleich breite, schwache Muskeln, welche vom Clypeus entspringend in ventraler, etwas apicaler Richtung verlaufen, um auf der Dorsalseite des Pharynx zu inserieren.

M. dilatator pharyngis I entspringt nahe der Mittellinie des Kopfes kurz vor dem M. retractor labri lateralis und inseriert medial an der Grenze zwischen Tuba buccalis und pharynx.

M. dilatator pharyngis II entspringt unmittelbar hinter, aber etwas lateralwärts vom vorigen und inseriert in der Nähe, aber etwas lateral von demselben.

M. dilatator pharyngis III entspringt etwas medianwärts vor und in derselben Transversalebene wie der M. retractor tubae buccalis superior. Er verläuft lateralwärts nach vorn und inseriert nahe der Mitte des Pharynx.

M. dilatator pharyngis IV entspringt ziemlich nahe hinter dem M. retractor tubae buccalis, beinahe median und streckt sich ventralwärts und etwas vorwärts, um mit zwei Partien an dem hinteren Teil des Pharynx zu inserieren.

M. dilatator pharyngis V entspringt vom Hinterrande des Clypeus und inseriert bald hinter dem vorigen.

Die Mm. dilatatores können bei verschiedenen Individuen ziemlich stark variieren.

Aus dem Vorstehenden geht hervor, daß sowohl die Labral- (ausgenommen die Mm. constrictores labri) wie die Ösophagealmuskulatur auf dem Clypeus ihren Ursprung haben.

Die Muskulatur der Antennen.

Es gibt zwei Paar Antennenmuskeln, nämlich M. abductor antennae und M. adductor antennae. (Bei *Phalacrocera* soll die Antennenmuskulatur nach Bengtson fehlen[?]).

M. abductor antennae (Fig. 18 *m.abd.ant*) ist ein ziemlich kräftiger Muskel, der mit drei Köpfen: Caput I, II und III lateralseits der Clypealnaht seinen Ursprung hat. M. abd. ant. Caput III, ist der kräftigste und entspringt hinter den beiden übrigen ungefähr in derselben Höhe wie M. retractor labri lateralis, aber lateralwärts von dessen Ursprungsstelle. Caput II entspringt nahe vor dem Caput III, etwas medialwärts davon. Caput I nimmt seinen Ursprung vor- und medialwärts von Caput II. Caput II und III vereinen sich bald miteinander, um sogleich mit dem Caput I zusammenzufließen. Der so gebildete einheitliche Muskelteil inseriert lateralwärts an dem Basalteil der Antenne.

M. adductor antennae entspringt von dem vordersten lateroventralen Teil der Tuba buccalis mit drei äußerst schwachen Köpfen, welche sich bald zu einem schwachen Muskel vereinen, der sich in dorsaler Richtung gegen die Antennenbasis streckt, um dort an deren Medialseite zu inserieren.

Die Mandibularmuskulatur.

Die Muskulatur der Mandibeln ist die kräftigste des ganzen Kopfes, was ja mit ihrer wichtigen Funktion im Dienst der Nahrungsaufnahme und Ortsbewegung nahe zusammenhängt. Sie besteht aus zwei Paar kräftigen zusammengesetzten Muskeln: ein Paar Adductoren (Fig. 2, 3, 4, 18 *m.ad.mand*) und ein Paar Abductoren (Fig. 2, 3 *m.abd.mand*) (oder richtiger für *Chironomus*, wo die Kiefer in senkrechter Richtung sich bewegen, ein Paar Depressoren und ein Paar Levatoren).

M. adductor (depressor) mandibulae ist der kräftigste dieser zwei starken Muskeln. Er entspringt mit vier Köpfen, dem Caput I, II, III und IV, von dem hinteren Teil der dorsolateralen, lateralen und ventrolateralen Seite des Kopfes, auf der Dorsalseite lateralwärts vom Clypeus, auf der Ventralseite lateralwärts vom Submentum. Caput I, III und IV entspringen ganz nahe dem Hinterrand des Kopfes. Caput I, das das kräftigste ist, hat seine Ursprungsstätte dorsalwärts in unmittelbarer Nachbarschaft des Hinterrandes des Kopfes nahe dem Lateralrand des Clypeus. Seine Ursprungsfläche ist groß, in

die Länge ausgezogen, sowohl in dem vorderen wie im hinteren Teil zugespitzt. Die Längsrichtung des so gebildeten umgrenzten Teils der Kopfkapsel ist ein wenig schief zur Längsachse des Tieres, so daß der hinterste Teil desselben der Medianlinie mehr genähert ist, als der vorderste. Caput III entspringt lateral vom Hinterrande des Kopfes und besitzt eine dreieckige Ursprungsfläche. Es ist dem vorigen an Größe bedeutend unterlegen. Caput IV entspringt vom Hinterrand des Kopfes. Die Ursprungsfläche ist dreieckig. Dieser Muskelkopf ist ebenso kräftig wie Caput III. Caput II beginnt lateralwärts vom Caput I in derselben Höhe wie die Mitte seiner Ursprungsfläche, ein wenig medialwärts und vorwärts vom Caput III. Die Ursprungsfläche dieses Muskelkopfes liegt somit vor dem Hinterrand des Kopfes auf dessen dorsolateraler Seite.

Diese vier Köpfe des M. adductor mandibulae vereinen sich miteinander und inserieren mit einer chitinösen Sehne an der ventromedialen Seite der Mandibel[1].

M. abductor mandibulae entspringt mit drei Köpfen, Caput I, II und III, vor den Adductoren, von den dorsalen und dorsolateralen Teilen des Kopfes. Caput I hat seinen Ursprung unmittelbar vor dem Caput I des M. adductor mand. Es ist ein relativ schwacher Muskel. Caput II, jedenfalls ziemlich schwach, entspringt ein wenig vor dem Caput II des Adductors. Caput III, der kräftigste der Abductorenköpfe, entspringt vor und ein wenig lateralwärts von demselben Adductorenkopf. Diese drei Köpfe vereinen sich, nachdem sie sich ziemlich schnell verjüngt haben, in einer Sehne, die neben dem dorsolateralen Rand der Mandibel inseriert.

Die Muskulatur der Maxillen.

Obgleich die Maxillen ziemlich wohl entwickelt sind, ist ihre Muskulatur doch äußerst schwach. Dies beruht gewiß darauf, daß sie ihre Funktion als Kiefer in eigentlichem Sinne längst eingebüßt haben. Nunmehr sind sie wohl als Träger von Sinnesorganen der einen oder andern Art aufzufassen und brauchen als solche keine größere Beweglichkeit zu besitzen.

---

[1] Die näheren Beziehungen zwischen den Muskeln und den durch sie bewegten Organen zu bestimmen, fand ich vollständig unnütz, da es nur aus vergleichend-anatomischer Hinsicht Interesse beanspruchen kann. Es können aber jetzt keine vergleichenden Gesichtspunkte herausgefunden werden, da es in der Literatur kein Vergleichsmaterial gibt. Ich lasse deshalb alle Vergleiche beiseite, bis solche wirklich durch gesammeltes Material möglich werden.

Die Muskulatur beschränkt sich auf einen Musculus adductor maxillae (Fig. 2, 4, 18 *m.add.max*), der mit zwei schwachen Köpfen ventrolateral bald hinter der Mitte des Kopfes ungefähr in derselben Höhe wie M. abductor mand. Caput I entspringt. Er inseriert an der medialen Seite der Basis der Maxille.

Ein Abductor maxillae ist nicht vorhanden.

Die Muskulatur des Labiums (Endolabiums).

Die Muskulatur des Endolabiums und Hypopharynx wird hier im Zusammenhang behandelt werden, weil diese Organe, samt Mentum und Submentum, eine morphologische Einheit, das Labium, bilden.

Die Muskeln des Endolabiums werden durch ein Paar Mm. adductores endolabii (Fig. 2, 3, 4, 18 *m.add.end*) repräsentiert, welche an dem lateralen Teil des Submentums in der nächsten Nachbarschaft des Hinterrandes des Kopfes entspringen. Es sind verhältnismäßig kräftige Muskeln, die nahe dem ventralen hinteren Rand des Endolabiums inserieren. Als Abductor dient wohl ein Muskel, M. endolabii-hypopharyngis (Fig. 5 *m.e.h*), der von der dorsalen Fläche des Hypopharynx entspringt und sich schief nach hinten, nach dem Dorsalrand des Endolabium, streckt, wo er nahe der Mündung der Glandula labii inseriert.

Mentum (Fig. 5 *m*) und Submentum (Fig. 5 *Sm*) entbehren völlig eigner Muskulatur.

Die Sinnesorgane des Kopfes.

In diesem Abschnitte ist es nicht meine Meinung, eine erschöpfende Analyse der verschiedenen Sinnesorgane, welche ihren Sitz auf dem Kopfe der *Chironomus*-Larve haben, zu geben. Ich zähle dieselben nur mit Angabe ihrer Lage auf.

1. Frontale Sinnesorgane.

Zu dieser Kategorie der Sinnesorgane gehören zwei Paar Augen und ein Paar große Organe schwer begreiflicher Natur (Fig. 18 *Org.fr*). Die Augen sind eigentümliche, mehrlinsige Punktaugen (Fig. 18 *v.P*, *h.P*)[1], welche gänzlich unter der Hypodermis liegen und in vielen Beziehungen an die Augen des *Peripatus* erinnern. Da ihr feinerer Bau hier nicht näher interessiert, übergehe ich ihn bis auf weiteres.

[1] Über diese Augen sagt Miall und Hammond (1900, S. 27): »The lateral (epicranial plates bear two pairs of rudimentary eyes (which are mere pigment-spots without lenses). . .«

Sie liegen ziemlich weit nach vorn auf dem Kopfe, hinter und an der Seite der Antennenbasis. Das mediale Auge, welches unbedeutend vor dem lateralen liegt, ist diesem ein wenig an Größe unterlegen.

Hinter diesen Augen und in demselben Sagittalplan, nahe der Mitte des Kopfes liegen auf jeder Seite der Medianlinie die oben erwähnten eigentümlichen Sinnesorgane, denen ich unten einen eignen Abschnitt widmen will.

2. Labrale Sinnesorgane.

Diese werden durch gewöhnliche, auf dem Epipharynx gelegene Sinnesbürsten repräsentiert.

3. Antennale Sinnesorgane.

Diese liegen auf den Antennen und sind zweierlei Art: 1) ein eigentümliches, kreisrundes, auf dem längsten Antennenglied gelegenes, von Meinert (1866) als Gehörorgan aufgefaßtes Sinnesorgan, und 2) die für Antennen gewöhnliche Sinnesbürste.

4. Mandibulare Sinnesorgane.

In den Mandibeln gibt es zahlreiche Nervenendigungen, welche jedoch nicht an Sinnesbürsten gebunden sind.

5. Maxillare Sinnesorgane.

An den kurzen Maxillarpalpen befinden sich zahlreiche Sinnesbürsten.

6. Labiale Sinnesorgane.

An dem Vorderrande des Endolabiums sind zahlreiche Sinnesbürsten und Nervenendigungen. Das Mentum ist durch zahlreiche Nervenendungen charakterisiert. Das Submentum scheint gar keine Sinnesorgane zu besitzen, falls die zwei langen Borsten, welche an dem Submentum gelegen sind, nicht etwa mit einem Nervenapparate verbunden sind.

Der Nahrungskanal und die Glandula labii.

Aus Untersuchungen von Ganin (1874), Witlaczil (1884), Voeltzkow (1889, 1, 2), Graber (1889, 1890), Carrière (1890), Carrière und Bürger (1897), Heymons (1894, 95, 2) u. a. ergibt sich für die Pterygoten, daß der Nahrungskanal aus einer vorderen

(Stomodäum) und einer hinteren Einstülpung (Proktodäum) hervorgegangen ist, welche sich im Laufe der Entwicklung miteinander verlöten, um den ganzen Nahrungskanal zu bilden. Dieser ist somit vollständig ektodermal[1]. Immerhin kann man im Stomodäum drei Abschnitte unterscheiden, welche im Kopf topographisch gesondert sind, nämlich: Tuba buccalis, Pharynx und Ösophagus. Ich mache jedoch darauf aufmerksam, daß die Grenzen zwischen diesen Organen bis auf weiteres nicht als strukturelle Grenzen zu betrachten sind, sondern nur postulierte morphologische sein können. Das Verhalten der Darmmuskulatur scheint freilich die Grenzen ungefähr, aber nicht genau angeben zu können.

Die Tuba buccalis bildet den Eingang des Darmkanals. Sie ist ziemlich kurz, steigt dorsalwärts auf und ist von dem Pharynx durch eine Chitinverdickung abgegrenzt.

Der Pharynx ist bedeutend länger als die Tuba buccalis. Er verläuft in der Längsrichtung des Kopfes. An den dorsalen und lateralen Wänden des Pharynx inserieren, wie oben gesagt, einige dem Clypeus entspringende Muskeln. Die Ringmuskellage des Pharynx schließt ihn in einer ziemlich weiten Röhre ein, so daß ein Zwischenraum zwischen dem Pharynxepithel und seinen Ringmuskeln entsteht. Dieser Zwischenraum ist von zahlreichen zerstreuten Muskelfäden durchsetzt, welche sich von der Ringmuskellage abspalten, um sich an der Pharynxintima zu befestigen.

Der Ösophagus ist eine gleich weite Röhre, welche gerade nach hinten verläuft, um im Thorax von dem Schlundringe eingeschlossen zu werden. Er ist von einer dicht anliegenden Ringmuskellage umgeben.

Die Glandula labii (Figg. 2, 3, 5, 9—17 *gl.lab*) ist eine große paarige, wohl entwickelte Drüse, die im Thorax hinter den Ösophagealganglien liegt. Ihre Ausführungsgänge verlaufen parallel nach vorn, um mit einem kurzen gemeinsamen Kanal in der Falte zwischen Endolabium und Hypopharynx zu münden.

Das Nervensystem.

Wie oben hervorgehoben, liegen die Schlundganglien im Prothorax. Die Verlagerung der Ganglien hat zur Folge gehabt, daß die von ihnen stammenden Kopfnerven in die Länge ausgezogen worden sind. Daß diese Verhältnisse als sekundäre zu betrachten

---

[1] Vgl. CARRIÈRE und BÜRGER (1897, S. 362).

sind, ist unzweifelhaft. Ebenso ist nicht zu bezweifeln, daß solch eine Verlagerung bei verschiedenen Insekten ganz unabhängig hat vor sich gehen können[1], und daß also dieser Charakter keine hervorragende phylogenetische Bedeutung haben kann. Die Lage des Gehirns kann somit nicht als systematisches Moment verwendet werden.

Die Schlundganglien (Figg. 7, 8) sind durch breite kurze Kommissuren miteinander verbunden. Das obere Schlundganglion ist in der Längsrichtung des Körpers zusammengedrängt und wölbt sich folglich in der Querrichtung des Körpers herauf. Es besteht aus zwei Hauptloben, welche vorn durch eine ziemlich enge Brücke miteinander in Verbindung stehen. Diese Loben sind von oben gesehen elliptisch. Ihre Längsachsen divergieren nach hinten, so daß ihre Hinterränder weit voneinander entfernt sind. Das untere Ganglion ist breit, oben ziemlich flach, unten aber gewölbt. Es ist vorn ziemlich tief ausgerandet, sogar zweigeteilt und ist von oben gesehen größtenteils vom oberen Schlundganglion bedeckt. Siehe übrigens die Figg. 7 und 8.

Oberes Schlundganglion.

Die äußere Form dieses Ganglions wird aus den Figuren ohne weiteres klar. Ich will hier nur auf die Auswölbung aufmerksam machen, welche nach hinten lateral vorhanden ist und ein Ganglion opticum repräsentiert, von wo ein kräftiger Nervus opticus ausgeht. Von diesem Nervus opticus (Fig. 4, 9, 12, 13, 7, 8 *n.opt*), welcher die Sehorgane, sowohl die imaginalen als die larvalen, versieht, erwähne ich drei Hauptzweige, welche sich im vorderen Teil des Kopfes vom Hauptstamm abzweigen, und von denen sich zwei nach den zwei Punktaugen, der dritte nach dem Frontalorgan begeben.

Basal nahe am Vorderrand des oberen Schlundganglions entspringt jederseits ein kräftiger Nervus antennarum (Figg. 4, 7, 8, 10, 11 *n.ant*), der die imaginale Antennenanlage wie die Larvalantenne innerviert. Bedeutendere Zweige sind nicht zu bemerken. Als dem oberen Schlundganglion angehörend ist ferner der Labrofrontalnerv, Nervus labro-frontalis (Figg. 4, 7, 8, 9—11 *n.lf*) zu notieren. Dieser ist sehr kräftig, verläuft vorwärts seitlich vom Darmtractus

[1] Dies geht auch daraus hervor, daß z. B. bei einigen *Chironomus*-Larven die Schlundganglien im Kopfe, bei andern aber im Thorax liegen. Außerdem liegen die Kopfganglien der Dipterenlarven mit rückgebildetem Kopfe im Thorax. Niemand wird wohl aber diese von den Chironomiden-Larven mit thorakalen Ganglien phylogenetisch ableiten wollen?!

und sendet einen kräftigen Zweig, N. frontalis, zum Ganglion frontale, während ein andrer Zweig die Labialmuskeln, N. labialis, innerviert.

Vom Vorderrande des unteren Schlundganglions geht ein sehr kräftiger Nervus mandibulo-maxillaris (Figg. 4, 7, 8, 9—11 *n.md.mx*) aus, der mit einem langen kräftigen Proximalteil sich in den Kopf streckt, um sich auf der Höhe des Musculus adductor maxillae in zwei Äste zu verzweigen, von denen der eine, N. mandibularis, die Mandibelmuskeln innerviert, während der andre zu den Maxillenmuskeln und zu den Sinnesborsten der Maxille sich begibt. N. mandibulo-maxillaris entspringt aus zwei verschiedenen Stammganglien des unteren Schlundganglions, nämlich dem Ganglion mandibulare und maxillare, und repräsentiert somit die beiden Nn. mandibularis (Fig. 4 *n.md*) und maxillaris (Fig. 4 *n.mx*).

Unweit hinter der Austrittstelle des vorigen Nerven am hinteren Schlundganglion entspringt der ziemlich schwache Nervus labialis (Figg. 7, 8, 9—12 *n.l*), der sich nach vorn begibt, um die Labialmuskulatur und Sinnesorgane zu innervieren.

Wir finden also, daß *Chironomus* sich nicht wie Insekten im allgemeinen verhält, indem die Nn. frontalis und labralis wie mandibularis und maxillaris nicht frei aus den Schlundganglien entspringen. Daß dies Verhältnis auf eine sekundäre Abänderung zurückzuführen ist, scheint mir unzweifelhaft zu sein.

Aus den Untersuchungen von Viallanes (1887) geht hervor, daß das obere Schlundganglion aus drei primären Stammganglien besteht, Protocerebrum, Deutocerebrum und Tritocerebrum. Diese drei Stammganglien kann ich auch bei der *Chironomus*-Larve unterscheiden. Das Tritocerebrum ist aber sehr unbedeutend und liegt an der Schlundkommissur.

Janet (1899, 1, 2) ist der Ansicht, daß Nervus labralis und frontalis bei *Myrmica* und *Vespa* aus dem Protocerebrum ihren Ursprung nehmen. Bei der *Sialis*-Larve, wo diese Verhältnisse am deutlichsten ausgebildet sind (siehe die Fig. 6), gehen diese Nerven unstreitig aus dem Tritocerebrum hervor, ebenso bei der *Chironomus*-Larve, wo die Verhältnisse allerdings nicht so klar liegen, wie bei *Sialis*. Viallanes (1887) hat für *Oedipoda coerulescens* und *Caloptenus italicus* dasselbe festgestellt. Die embryologischen Untersuchungen von Carrière und Bürger (1897) und Heider sagen nichts von einer protocerebralen Verbindung.

Janet (1899, S. 299) fertigt diese Frage folgendermaßen ab: »6. Les connectifs du ganglion frontal c. 3 etc. (pl. III, fig. 1 *Conn.g.fr*).

Cette interprétation suppose que les connectifs qui relient les

ganglions frontaux au cerveau aboutissent à la portion de cet organe qui est, morphologiquement, la plus antérieure, c'est-à-dire au protocérébron. Ces connectifs semblent, il est vrai, sortir de la partie inférieure du trito-cérébron, mais je crois que, en réalité, leur origine réelle se trouve dans le protocérébron et que, jusqu'au point où on les voit devenir libres, ils suivent la commissure primitive du protocérébron, commissure qui va prendre part à la formation de la commissure transverse sous-œsophagienne.«

Dieses Zitat ist alles, was Janet über diese grundwichtige Frage anzuführen hat. Es scheint mir, als wäre dies eine der wichtigsten Grundsäulen seines Gebäudes, und deshalb eine Frage, welche die genaueste Behandlung verdiente. Bis Janet die Belege für seine Auffassung vorlegt, muß man sie als unbegründet auffassen.

Bei der Larve der *Phalacrocera* findet Bengtson (l. c.), daß das untere Schlundganglion aus vier verschiedenen Ganglien bestehe, nämlich dem Ganglion mandibulare, endolabiale, maxillare und labiale in eben genannter Ordnung.

Durch das Entgegenkommen des Herrn Privatdozenten Bengtson, der mir das erforderliche Material überließ, wofür ich ihm hier meinen besten Dank abstatte, wurde ich in die Lage versetzt, seine Angaben einer genauen Prüfung zu unterziehen.

Hierbei zeigte es sich, daß ein Nervus endolabii nebst Endolabialganglion der *Phalacrocera* ganz fehlt. Was von ihm als N. endolabii aufgefaßt wurde, scheint mir ein sehr schwaches Muskelfädchen gewesen zu sein (M. retractor tubae buccalis inferior). Wenigstens ist dieser dünne Muskel das einzige, was in der Region des von ihm abgebildeten Nerven mit einem Nerven verwechselt werden kann. Die dorsalen Auswölbungen des unteren Schlundganglions, welche er als einen Ausdruck ihrer Zusammensetzung aus vier Primärganglien auffaßt, sind von der Segmentierung des unteren Schlundganglions ganz unabhängig und beruhen (vielleicht) auf anderen Ursachen, z. B. auf der Behandlung des Objekts. Im übrigen sind seine Angaben über das untere Schlundganglion vollständig korrekt.

Im folgenden werde ich die Schlußfolgerungen, welche Bengtson auf seine Angaben basiert, näher besprechen.

Das Darmnervensystem.

Das Darmnervensystem besteht aus:

1) dem Ganglion frontale (Figg. 2, 5 *g.fr*), das Nerven an die Tuba buccalis und den Epipharynx abgibt. Das Ganglion frontale ist ein

ziemlich großes, auf Längsschnitten dreieckiges Gebilde, welches die Ganglienkerne in seinem dorsalen Teil enthält. Wie oben schon hervorgehoben, steht das Ganglion frontale durch den Frontal- resp. Labrofrontalnerven mit dem Tritocerebrum des oberen Schlundganglions in Verbindung.

2) Dem Nervus recurrens (Figg. 3, 4, 5, 9—11 *n.rec*), welcher an der hinteren ventralen Ecke des Ganglion frontale entsteht, sich nach hinten streckt und dorsal vom Darmtractus verläuft. Er liegt anfangs in der Lichtung des Dorsalgefäßes, geht aber, kurz bevor er den Schlundring erreicht, in die ventrale Wand des Dorsalgefäßes (*v.d*) über, um in dieser gelagert in den Schlundring einzutreten.

3) Dem Ganglion oesophagi (Figg. 12, 13 *g.oe*), welches als eine kleine spindelförmige gangliöse Anschwellung des Nervus recurrens in der Höhe des Schlundrings sich bemerkbar macht. Dies Ganglion liegt, wie die hinteren Partien des Nervus recurrens, in der Herzwand.

4) Zwei groben Nervi ventriculares (Figg. 14—17 *n.ventr*), welche von dem hinteren Teil des Ganglion oesophagi ausgehen und sich, unter Abgabe einiger Zweigchen, nach hinten begeben.

5) Dem paarigen Ganglion ventriculare (Magenknoten, Ganglion préstomacal, Ganglion de gésier usw.), welche an den Nn. ventriculares gelegen sind. Im Verhältnis zum Darmtractus ist ihre Lage lateral des Darmes ein wenig vor dem Proventriculus, zu dem von diesen Ganglien Nerven abgehen. Diese Ganglien sind ziemlich wohlentwickelt spindelförmig.

Wie aus dem obigen hervorgeht, verhält sich *Chironomus* bezüglich des Schlundnervensystems wie die meisten andern Insekten. Miall und Hammond (1900) bilden das Schlundnervensystem der *Chironomus*-Larve ab. Diese Abbildung ist ganz unrichtig. Ihre »dorsal vessel ganglia« sind die Ganglia ventricularia und stehen mit dem Ganglion oesophagi, das übrigens von Miall und Hammond übersehen wurde, in Verbindung. Die »paired ganglia«, welche sie an den Nervi ventriculares liegen lassen, sind die Corpora allata und haben nichts mit dem Nervensystem zu tun.

Corpora allata.

Die Corpora allata (Fig. 17 *c.al*) der *Chironomus*-Larve sind zwei breit ellipsoidische Körper, welche, dem Darmtractus ziemlich dicht anliegend, ein wenig hinter dem Schlundringe ungefähr mitten zwischen dem Ganglion oesophagi und ventriculare liegen. Die Corpora allata sind ganz unabhängig vom Schlundnervensystem. Hingegen

steht jedes Corpus allatum mit einem Trachealzweig (Fig. 17 *Tr*) in Verbindung. Der Nervus ventricularis schmiegt sich dem Corpus allatum nahe an, jedoch, wie es scheint, ohne es zu innervieren. Der Nervus ventricularis wird an der Berührungsfläche ganglionär, ohne jedoch ein ausgesprochenes Ganglion zu bilden.

Der feinere Bau des Corpus allatum ist sehr bemerkenswert. Dasselbe besteht 1) aus einer dünnsten Peritonealbekleidung, 2) aus einer Lage beinahe kubischer großkerniger Zellen, welche das Lumen des Bläschens auskleiden. Diese Zellen sind wahre sezernierende Drüsenzellen, welche mehr oder weniger mit Exkrettropfen gefüllt sind. Im Lumen des Bläschens gibt es solche Tropfen in ziemlich großer Menge. Infolgedessen muß ich den Corpora allata eine sezernierende resp. exkretorische Tätigkeit beilegen. Aber die Bauverhältnisse und Lagebeziehungen der fraglichen Organe sind derartige, daß man die Art der Tätigkeit anatomisch nicht bestimmen kann. In dieser Hinsicht sind mir die Corpora allata ebenso problematisch geblieben, wie sie es den übrigen Autoren gewesen sind, welche versucht haben, sich über die Natur der Corpora allata eine Vorstellung zu machen. Der Nachweis der Drüsennatur der Organe scheint mir jedoch die Frage ihrer Lösung einen wesentlichen Schritt näher gefördert zu haben. Ich will hier bemerken, daß mir die nähere Begründung der Funktion der Organe nicht so überaus schwierig erscheint. Ich stelle mir nämlich vor, daß man durch vitale Einspritzungen von Farbstofflösungen, vielleicht Exkretionsvorgänge in den Corpora allata wird studieren können. Leider bin ich augenblicklich nicht imstande, eine solche Untersuchung vorzunehmen; ich muß eine solche auf eine künftige Gelegenheit verschieben.

Die Corpora allata wurden von Brandt (1835), Leydig (1864), Pavlova (1895) und Packard (1898, S. 230) als paarige Ganglien des Schlundnervensystems aufgefaßt, während Meinert (1860), Forel (1814), Janet (1894, 98, 99, 1), Heymons (1897a, 99)[1] und Bürger und Carrière (1897) sie als nicht dem Nervensystem angehörende Gebilde auffassen.

Ihre Genesis wurde von Heymons (1895, 2) und Carrière und Bürger (1897) studiert. Die Resultate stimmen ganz miteinander überein. Sie haben konstatiert, daß sie an der Grenze zwischen den

[1] Heymons (1895, 2) spricht diese Corpora allata als Ganglien an, betont jedoch, daß sie von einem andern Bau wie die andern Ganglien sind.

Mandibular- und den Maxillarmetameren aus einer ektodermalen Zellwucherung entstehen. Die Zellen wuchern nach innen und verlieren bald ihren hypodermalen Zusammenhang. Der so gebildete Epithelkörper wandert nach hinten und lagert sich endlich hinter den Schlundganglien als anfangs solider, später ausgehöhlter Körper. Nach HEYMONS (1899) bildet sich in diesem Körper bei Phasmiden Chitin.

JANET (1899, 1) sucht die Corpora allata morphologisch als die Reste einer Furca mandibularis zu begründen. Während die Furca maxillaris sich als Stützorgan der Muskeln zur Tentorialpartie ausbildet, blieb die Furca mandibularis ganz frei als rudimentäres Organ stehen. Den von HEYMONS gebrachten Nachweis von Chitin in den Corpora allata bei Phasmiden verwendet JANET als Stütze seiner Meinung, ebenso die gleichartige Entwicklung des Tentoriums und der Corpora allata. Meinesteils finde ich die JANETschen Auseinandersetzungen sehr geistvoll, muß aber bemerken, daß sie nicht als hinreichend begründet anzusehen sind.

Die Funktion der Corpora allata ist den Forschern, welche diese Organe studiert haben, problematisch. Nur JANET (1899) hat versucht, sie als Bildungsstätte der cephalen Tracheen anzusprechen. Für eine solche Auffassung spricht meiner Meinung nach ihre Verbindung mit Tracheen. In ihrem anatomischen Aufbau findet sich aber nichts, was eine solche Auffassung stützen kann. In einem Organ, aus welchem Trachealzellen produziert werden, müssen lebhafte Zellteilungen vorhanden sein; solche gibt es hier aber gar nicht. Mehr aber als eine theoretische Begründung zum Vorteil oder Nachteil der einen oder andern Auffassung scheint mir die Drüsennatur der Corpora allata auszusagen.

Die Gebiete der Innervation.

Am Protocerebrum werden folgende Teile innerviert:
- durch N. opticus:
  - die beiden Paar Punktaugen und das Frontalorgan, sowie die Imaginalorgane der Facettenaugen.

Am Deutocerebrum werden innerviert:
- durch N. antennarum:
  - die beiden Antennen nebst Sinnesorganen, Muskulatur und Imaginalanlagen.

Am Tritocerebrum werden innerviert:
- durch N. frontalis der Labro-Frontalnerv:

das Schlundnervensystem mit Nerven: Ganglion frontale, oesophagi, ventriculare,
der stomodäale Teil des Darmtractus und die Sinnesorgane des Epipharynx,
durch N. labri der Labro-Frontalnerv:
die Muskulatur des Labrum.
Am Ganglion mandibulare werden innerviert:
durch N. mandibulare der Mandibulo-Maxillarnerv:
die Mandibeln nebst Sinnesorganen und Muskulatur.
Am Ganglion maxillare werden innerviert:
durch N. maxillare der Mandibulo-Maxillarnerv:
die Maxillen nebst Sinnesorganen und Muskulatur.
Am Ganglion labii werden innerviert:
durch N. labii:
das »Endolabium« nebst Sinnesorganen und Muskulatur,
der »Hypopharynx«,
das Mentum
und die Glandula labii (?). (Ob wirklich die ganze Drüse durch N. labii innerviert ist, ist fraglich.)

Die Metamerie des Kopfes (Fig. 18)[1].

Auf das Vorhergehende gestützt, können wir nun leicht sowohl die inneren, wie die äußeren Grenzen der im Kopf integrierenden Metameren bestimmen. Ehe ich aber zu diesem Versuch übergehe, will ich kurz die hier maßgebenden Prinzipien rekapitulieren.

Zu jedem Metamer gehören wenigstens ein Neuromer und ein Myomer. Alle Organe, welche aus demselben Neuromer innerviert werden, gehören zu dem entsprechenden Metamer. Die Partie der Hypodermis (oder des Nahrungskanals), an welcher ein Organ befestigt ist, das von einem gewissen Neuromer innerviert wird, gehört zum Metamer dieses Neuromers.

Der Kopf der Insekten war ursprünglich aus einander gleichwertigen Metameren zusammengesetzt, welche in sich ein Ganglion einschlossen, und welche von einem Abschnitt des Nahrungskanals durchbohrt wurden. Also muß man in jedem Metamer einen subösophagealen und einen supraösophagealen Teil unterscheiden können. Jeder Körperring muß somit ringförmig die Mundöffnung umfassen.

---

[1] Ich weise für das Verständnis der Metamerieeinteilung auf die Fig. 18 und die derselben gegebenen Bezeichnungen hin.

Nach diesen Auseinandersetzungen ist es leicht, mit Stütze aus dem vorigen Kapitel die Begründung der Metamerie des *Chironomus*-(und Insekten-)Kopfes vorzunehmen.

1. Metamer. Augenmetamer.

Zum ersten Metamer gehören:

Neuromer: Protocerebrum mit Nervus opticus.

Myomer: Fehlt.

Übrige Organe: Die Punktaugen Fig. 18 (*v.P*, *h.P*) und das Frontalorgan (*Org.fr.*).

Infolgedessen rechne ich vom Kopfintegument bis zum ersten Metamer: Eine ziemlich ausgedehnte Integumentpartie lateral vom Clypeus, welche die Augen und das Frontalorgan enthält. Ferner postuliere ich für dieses Metamer ein hypothetisches Integumentstreifchen, das unter der Antennenwurzel sich nach vorn gegen die von derselben umfaßte Mundöffnung streckt.

Unter den Untersuchern, welche die morphologische Zusammensetzung des Insektenkopfes begründet haben, ist VIALLANES (1887) der einzige, dessen Auffassung des ersten Metamers mit der meinigen übereinstimmt. Er sagt nämlich (S. 117): »2) Le premier zoonite porte les yeux composés et les ocelles«.

HEYMONS (1895, 1, 2; 1896; 1897, 1, 2, 5) rechnet zu dem ersten Metamer sowohl die Augen wie Labrum, Epipharynx und Clypeus. Daß diese Auffassung, welche sich auf embryologische Untersuchungen stützt, nicht richtig ist, geht meiner Meinung nach ohne weiteres aus der doppelten Innervation, aus Protocerebrum und Tritocerebrum, hervor.

Das erste Metamer, wie es HEYMONS auffaßt, wurde von PATTEN (1888) für *Acilius*, von WHEELER (1889) für *Doryphora*, von CARRIÈRE (1890) und von CARRIÈRE und BÜRGER (1893) für *Chalicodoma* als aus zweien zusammengesetzt aufgefaßt. Nach diesen Angaben, welche sich etwas von den PATTENschen unterscheiden, sind diese zwei Segmente das Oberlippensegment und das Gehirnsegment. WHEELER, CARRIÈRE und CARRIÈRE und BÜRGER stützen ihre Ansicht auf das Vorhandensein von vier Kopfganglien, nämlich: Ganglion frontale, Protocerebrum, Deutocerebrum und Tritocerebrum. Sie fassen somit das Eingeweidenervensystem als Ganglien im Verlaufe der Ganglienkette auf, wie es JANET (1899, 2) später getan hat. Es scheint mir, daß das Stehen oder Fallen der Theorie der Zweiteilung des HEYMONSschen ersten Segmentes ganz auf der Auffassung des Eingeweidenervensystems beruhe. Sind die Darmganglien als gewöhnliche

Ganglien im Verlauf der Ganglienkette anzusehen oder nicht, ist somit die erste Frage, welche wir uns hierbei stellen müssen. Janet (1899, 1) beantwortet diese Frage mit einem Ja. Betrachten wir aber die Entwicklungsgeschichte des Nervensystems, so finden wir, daß sowohl die Bauchganglienkette wie die Gehirnganglien gleichzeitig gebildet werden (Patten, Heider, Graber), während die Darmganglien erst sekundär mit dem übrigen Nervensystem in Verbindung treten (Heider, Carrière). Anatomisch sind die Darmganglien auch von den Ganglien der Ganglienkette verschieden. Die Entwicklungsgeschichte lehrt somit, daß die Darmganglien nicht mit den übrigen Ganglien gleichzustellen sind. — Ihre Argumente für die Zweiteilung des ersten Heymonsschen Segmentes sind somit nicht stichhaltig. Das schwerwiegendste Argument für die Zweiteilung des Heymonsschen ersten Segments liefert, scheint mir, die doppelte Innervation desselben. Obgleich die obengenannten Forscher ein unverwendbares Argument gebraucht haben, haben sie doch das Richtige getroffen. — Ich will jedoch betonen, daß sie, wenn sie, wie es Janet (1899) aus denselben Prämissen tut, die Schlußkonsequenzen gezogen hätten, nämlich das Ganglion oesophagi und ventriculare als mit den übrigen Ganglien homolog hielten, zu der Janetschen Auffassung gekommen wären. Wie aus der Tabelle S. 442 hervorgeht, teilt Janet (1899) das erste Segment von Heymons in vier Segmente ein: nämlich eins für jedes der Ganglien: Protocerebrum, Ganglion frontale, oesophagi und ventriculare. Ich habe oben mein Bedenken gegen eine solche Auffassung im Prinzip hervorgehoben.

Als Extremitäten des ersten Segments faßt Carrière (1890) die Oberlippe auf. Gegen eine solche Auffassung tritt Heymons (1895) unter Hinweis auf das Verhalten, daß die Anlage der Oberlippe sich zwischen den seitlichen Ausbreitungen der Neuralwülste entwickelte, entschieden auf.

Das zweite Metamer: Antennenmetamer.

Neuromer: Deutocerebrum; Nervus antennarum.

Myomer: Musculus abductor antennae (M. adductor antennae).

Übrige Organe: Die Antennen und die Ursprungsflächen der Antennenmuskeln. Hierzu füge ich ein postuliertes hypothetisches Integumentstreifchen, welches in allen Teilen den Grenzen der ersten Metamere folgend und dieselben sowohl dorsal wie ventral von der Mundöffnung dies umfassend, die Ursprungsflächen der Antennenmuskeln mit der Ansatzstelle der Antennen verbindet.

Das zweite Metamer ist somit bedeutend reduziert. Das Verhalten dieses Metamers erinnert an das entsprechende der *Myrmica*, ist aber wesentlich mehr reduziert, indem das »organe chordotonale des antennes« hier auf den Antennen gelegen ist.

Die Extremitätenanlagen des zweiten Metamers sind die Antennen. Sie erweisen sich als solche sowohl durch ihre Genesis wie auch durch sonstige morphologische Eigenschaften.

Das dritte Metamer: Oberlippenmetamer.
(Prämandibular- oder Postantennalmetamer.)

Neuromer: Tritocerebrum, N. labri, frontalis, Ganglion frontale, N. recurrens, Ganglion oesophagi, N. ventricularis, Ganglia ventricularia.

Myomer: Die von Clypeus und Labrum entspringenden Muskeln.

Übrige Organe: Clypeus, Labrum, Epipharynx (mit Sinnesorganen) und der stomodaeale Teil des Nahrungskanals. Für dieses Metamer postuliere ich ein hypothetisches Integumentstreifchen, welches das erste und zweite Metamer lateral umfaßt und in welchem etwa vorhandene Extremitätenrudimente liegen. Dieses Streifchen umfaßt die Mundöffnung ventral. Dorsal wird die Mundöffnung von dem Labrum und dem Epipharynx umfaßt. Bei der *Chironomus*-Larve fehlen Extremitätenanlagen auf diesem Metamer.

Nur VIALLANES (1887) stimmt mit mir in der Auffassung des dritten Metamers überein, er sagt nämlich: »Le troisième (zoonite), qui est dépourvu d'appendices, porte le labre, pièce qui, pas plus chez les Insectes que chez les Crustacés, ne peut être considérée comme le résultat de la soudure de deux appendices.« Seine Argumentation ist auch dieselbe wie die meinige.

Extremitätenanlagen auf dem dritten Metamer (Vorkiefersegment, Prämandibularsegment, Postantennalsegment) der Autoren sind von folgenden Forschern bei verschiedenen Insekten gefunden: von CLAYPOLE (1898), WHEELER (1893) und FOLSOM (1900) für *Anurida*, von HEYMONS (1897, 1) für *Lepisma*, von UZEL (1897, 98) für *Campodea*, von ZOGRAF (1883) für *Geophilus*, von FOLSOM (1899) für *Tomocerus* und *Orchesella*, von HEYMONS (1897, 2) für *Scolopendra* und *Glomeris*, von BÜTSCHLI (1870) und GRASSI (1884) für die Honigbiene, von CARRIÈRE und BÜRGER (1897) für *Chalicodoma*, von TICHOMIROFF (1882) für *Bombyx mori* usw.

Das vierte Metamer: Mandibularmetamer.

Neuromer: Ganglion mandibulare und Nervus mandibularis.

Myomer: M. adductor und abductor mandibulae.

Übrige Organe: Die Mandibeln, eine verbreitete Partie des Daches und der Seiten der Kopfkapsel, welche die Ursprungsflächen der Mandibelmuskeln enthält. Außerdem rechne ich zu diesem Metamer ein schmales Band, das nahe am Hinterrande des Kopfes den dorsomedialen Teil des Metamers bildet. Zu diesem Metamer rechne ich weiter ein schmales Band des Integuments, das die Mundöffnung ventral umschließt.

Das vierte Metamer ist somit auf den Seiten ausgebreitet, während es dorsal und ventral reduziert ist. Dies hängt natürlich mit der Lage der Mandibularmuskulatur zusammen.

Die Appendicularorgane des vierten Metamers sind die Mandibeln.

Das vierte Metamer der *Chironomus*-Larve stimmt in seiner Verbreitung nicht mit dem vierten der *Myrmica*, wie es von Janet (1899, 2) definiert ist. Bei *Myrmica* umfaßt es einen gleich breiten Ring des Lateral- und Dorsalteils des Kopfes. Bei *Chironomus* ist es dagegen dorsal verengt (sogar hypothetisch?). Diese Differenzen sind aus dem Verhältnis leicht erklärlich, daß die Kiefer der *Myrmica* gegeneinander wirken, während sie bei der *Chironomus*-Larve vertikale Bewegungen ausführen. Ebenso hängt es mit der Form des Kopfes zusammen. Jedem der einen *Myrmica*-Kopf und einen *Chironomus*-Kopf vergleicht, wird dies Verhältnis ohne weiteres klar. Ich brauche deshalb über diese Frage keine Worte mehr zu verlieren.

Das fünfte Metamer: Maxillenmetamer.

Neuromer: Ganglion maxillare und Nervus maxillaris.

Myomer: Musculus adductor maxillae.

Übrige Organe: Die Maxillen mit ihren Sinnesorganen. Von dem Integument gehören zu diesem Metamer die ventralen und lateralen Teile des Kopfintegaments, die Ursprungsstellen des Maxillarmuskels einschließend, und den Dorsalteil des Kopfes mit einer postulierten verengten Partie umfassend. Ferner postuliere ich einen ventral von der Mundöffnung sich streckenden verengten bandförmigen Teil. Es ist somit dorsal und ventral reduziert, lateral aber ausgebreitet, und stimmt somit mit dem entsprechenden Metamer der *Myrmica* gut überein.

Appendiculäre Organe sind die Maxillen.

Das sechste Metamer (Labialmetamer).

Neuromer: Ganglion labii, Nervus labii.

Myomer: M. adductor endolabii und M. endolabii-hypopharyngis.

Übrige Organe: Hypopharynx, Ganglion labii, Endolabium, Mentum, Submentum und eine verengte, postulierte dorsale Partie des lateralen und dorsalen Hinterrandes des Kopfes. Dieses Metamer ist somit ventral ausgebreitet, lateral und dorsal reduziert. Es stimmt somit relativ ziemlich gut mit dem JANETschen sechsten Metamer.

Ein appendiculäres Organ ist das Endolabium.

Kritische Bemerkungen über die spezielle einschlägige dipterologische Literatur.

Nachdem ich also definiert habe, wie die verschiedenen Metameren nach meiner Auffassung aussehen, möchte ich einen Blick auf die Ansichten, welche von älteren Verfassern über den Aufbau des Dipterenkopfes publiziert worden sind, werfen.

Hierbei kann es sich jedoch nicht darum handeln, Vergleichungen mit Untersuchungen, wie z. B. den MEINERTschen (1881) u. a., welche keine eigentlichen Stützen für die supponierte Richtigkeit ihrer Resultate vorgebracht haben, zu ziehen. Ich will mich also an diejenigen Untersuchungen über die Metamerie des Kopfes der Dipterenlarven halten, welche für ihre raison d'être Belege anzuführen vermögen. Diese Arbeiten sind meines Wissens nur zwei, nämlich die WEISMANNsche (1863) über die Entwicklung der *Chironomus*-Larve und die BENGTSONsche (1897) über den Bau der *Phalacrocera*-Larve[1].

Aus der WEISMANNschen Arbeit geht hervor, daß der Kopf der *Chironomus*-Larve aus fünf verschiedenen Metameren, nämlich »primärem Kopfabschnitt«, Antennenmetamer, Mandibularmetamer, erstem Maxillarmetamer und zweitem Maxillarmetamer oder Labialmetamer besteht. Abgesehen von meiner Auffassung über die Segmente des primären Kopfabschnittes stimmt dies auch mit meinen Befunden. Gehen wir aber zu Einzelheiten über, so finden wir, daß bei WEISMANN die zweiten Maxillen den Teil des Kopfes bilden, den ich als Mentum bezeichnet habe. Während ich also das Endolabium als das Produkt der verwachsenen zweiten Maxillenpaare bezeichne, faßt WEISMANN das »Mentum« als dieses Produkt auf. Das Endolabium wird nicht erwähnt, die Annahme wäre deshalb nicht unmöglich, daß WEISMANN

[1] MIALL u. HAMMOND beschäftigen sich nicht mit den fraglichen Problemen.

dieses Organ überhaupt nicht gesehen habe. Dies scheint aber, wie aus dem Untenstehenden mit großer Wahrscheinlichkeit hervorgehen wird, nicht der Fall zu sein.

Studieren wir nämlich die Figg. 42, 43 und 44, welche WEISMANN seinem Werke beigefügt hat, so finden wir, daß die Ontogenese, die er beschreibt, nicht unzweideutig aus seinen Figuren hervorgeht. Vielmehr laden sie zu einer andern Deutung ein. Wenden wir uns zuerst zur Fig. 42, so sehen wir, daß unmittelbar von der Spitze des Basalteils des Labialmetamers zwei Extremitätenanlagen ausgehen. Dies sind die Anlagen der zweiten Maxille. An der Fig. 43 wird dies Verhältnis auf einem späteren Stadium beleuchtet. Die Anlage der Maxillen ist in der Mediallinie miteinander vereint und bildet eine einheitliche, vorn ein wenig eingeschnittene Platte, die basalwärts durch eine Furche von der Basalpartie abgesondert ist. An der Fig. 44 (mx^2), welche ein noch späteres Stadium repräsentiert, soll nach WEISMANN ersichtlich gemacht werden, wie die Maxillenanlagen mit dem Basalteil des Metamers wieder verschmolzen sind und das »Labium« bilden. Dieser Entwicklungsgang ist ziemlich unverständlich. Ein ursprünglich einheitliches Organ (die Maxillenanlagen + der Basalteil) wird zuerst durch eine Furche in zwei Teile abgeteilt, um bald wieder durch Auslöschung dieser Furche einheitlich zu werden. Dies Verhältnis hat mich auf den Gedanken gebracht, daß der auf Fig. 44 mit mx^2 bezeichnete Teil nicht dem ganzen Labium entspricht. Die Deutung seiner Figuren, welche ich ihnen beilegen will, st folgende: Die Furche, welche an der Fig. 43 den basalen Teil des Maxillarsegments von dem apicalen trennt, vertieft sich im Laufe der Entwicklung auf einem Stadium zwischen Figg. 43 und 44 immer mehr. Dadurch, daß diese Vertiefung in der Richtung nach hinten geschieht, wird das Appendicularorgan nach hinten gezogen, und kommt auf einem Stadium, wie Fig. 44, hinter dem Basalteil versteckt zu liegen. Der Vorderrand des auf Fig. 44 mit mx^2 bezeichneten Organs möchte somit dem Vorderrand des durch eine Furche vom Appendicularorgan abgegrenzten Basalteil entsprechen.

Auf diesem Wege werden die Resultate der WEISMANNschen embryologischen Untersuchung in dieser Hinsicht mit den meinigen in Einklang gebracht. Wird die Richtigkeit der vorstehenden Begründung nicht als zutreffend anerkannt, so gibt es schwerlich irgend eine Möglichkeit, ein Endolabium im Insektenkopf einzuräumen, da man ja kaum vermuten kann, daß ein Forscher wie WEISMANN bei

seiner Untersuchung die Anlagen eines der größeren Organe des *Chironomus*-Kopfes übersehen haben könnte.

Ich halte es also nicht für unberechtigt, wenn ich für meine Resultate über das Labialmetamer der *Chironomus*-Larve meine Deutung der WEISMANNschen Untersuchung als eine fernere Stütze benutze.

Die Auffassung der Zusammensetzung des Kopfes, welche BENGTSON verfochten hat, ist so eigenartiger Natur, daß ich es nicht unterlassen kann, ihnen eine eingehendere Kritik zu widmen. Er sagt nämlich in seiner Abhandlung S. 27: »I *Phalacrocera*-larvens hufvud tänker jag mig fyra segmenter ingå jemte det embryonala »primärer Kopfabschnitt« med dess laterala utbredningar, »Kopflappen«, hvilket sista äfven hos larven och den utbildade insekten tager största andelen i hufvudets bildning. Å denna region äro, såsom förut anfördt, clypeus och labrum att uppfatta som en senare, ur ett antagligen gemensamt »Vorderkopf«-anlag framgången, differentiering, samt antennerna såsom samma hufvuddels appendikulära bildningar. Äfven ögonen ha å denna sin plats.

De 4 käksegmenten äro:

1) ett främsta (?) eller mandibularsegment, uppbärande mandiblerna;

2) ett endolabialsegment, uppbärande endolabium;

3) ett maxillarsegment, bärande maxillerna; samt

4) ett bakersta eller understa ectolabialsegment, uppbärande ectolabium.«

Auf der folgenden Seite (S. 28) lesen wir:

»Hufvudkapseln hos *Phalacrocera*-larven, liksom hos *Tipulid*-larverna m. fl. uppfattas med rätta såsom ett ofullståndigt afslutadt och differentieradt hufvud, eftersom ju en större del af dess undre och bakre begränsning eller vägg saknas och i stället intages af öppningar.«

Wir begnügen uns vorläufig mit diesen zwei Zitaten!

Bleiben wir zuerst bei dem letzten Zitate. Wenn BENGTSON von dem Kopfe der *Phalacrocera*-Larve sagt, er sei »unvollständig abgeschlossen und differenziert«, kann er wohl nichts andres meinen, als daß er einen ursprünglichen Typus bilde, welcher seine volle Entwicklung noch nicht erreicht habe, da »ein größerer Teil seiner unteren und hinteren Begrenzung oder Wand nicht vorhanden ist und anstatt dessen durch Öffnungen eingenommen ist«.

Der unvollständige *Phalacrocera*-Kopf wäre somit ein Kopf, der

in der Entwicklung begriffen ist, und würde demnach einen ursprünglicheren Charakter als die vollständigen Dipterenköpfe aufweisen.

Die Unhaltbarkeit dieser Auffassung wird unmittelbar ersichtlich, wenn wir bedenken, daß in allen Insektengruppen, wenigstens im Embryonalstadium, der vollständige Kopf vorkommt. Wäre ein unvollständiger Kopf das Primäre, so wäre zu erwarten, daß wir im Embryonalstadium solch eine Unvollständigkeit wiederfinden würden. Dies ist aber nicht der Fall. Schon aus diesem Grunde wird völlig klar, daß der *Phalacrocera*-Kopf kein »unvollständig abgeschlossener und differenzierter« Kopf ist. Er ist vielmehr ein stark reduzierter Kopf und folglich in dieser Hinsicht weniger ursprünglich als der *Chironomus*-Kopf. Ich mache also darauf aufmerksam, daß das oben Gesagte nur von der Kopfkapsel, nicht aber von den Appendicularorganen, worauf ich unten bald zurückkomme, gilt. — Daß die Antennen nicht die Appendicularorgane des »primären Kopfabschnittes« sein können, geht aus ihrer Innervation aus dem Deutocerebrum so deutlich hervor, daß ich darüber kein Wort mehr zu verlieren brauche.

Gehen wir nun zur Bengtsonschen Metamereinteilung über, um sie mit der meinigen zu vergleichen, so finden wir, daß sie nicht miteinander übereinstimmen. In dem Bengtsonschen ersten Metamer, »primärer Kopfabschnitt« (ein Ausdruck, der wohl verschwinden dürfte), ist sowohl mein erstes, wie mein zweites und drittes Metamer einbegriffen, da sie ja sowohl mit Augen wie Antennen ausgerüstet sind. Daß die Auffassung Bengtsons des »primären Kopfabschnittes« völlig unrichtig ist, geht ohne weiteres aus der zweifachen Innervation von Protocerebrum und Deutocerebrum hervor.

Bei der *Phalacrocera*-Larve unterscheidet Bengtson vier Kiefersegmente. Von diesen Segmenten kann ich nur die Mandibel- und Maxillensegmente, als im Bengtsonschen Sinne existierend, anerkennen. Bengtson muß, um zu seiner Auffassung kommen zu können, einen Irrtum begangen oder sich in irgend einem Bauverhältnis geirrt haben. Im folgenden werden wir die Argumente näher besprechen, welche ihn zum Aufstellen seiner Endolabial- und Ektolabialsegmente geführt haben. Wir beginnen somit mit dem Endolabialsegment. Als Stütze seiner Auffassung über die Extremitätennatur des Endolabiums führt Bengtson an:

1) sein selbständiges Innervieren aus einem eignen Nervenpaar vom unteren Schlundganglion, sowie gewisse sprechende Strukturverhältnisse dieses letzteren; 2) sein Verhalten während der Entwicklung, beim Anlegen der imaginalen Mundteile; und 3) den Vergleich mit andern Formen.

Es kann überflüssig sein die Bengtsonschen Argumente näher zu besprechen, da ich über die Extremitätennatur des Endolabiums zu übereinstimmenden Resultaten gekommen bin. Ich tue es aber, um zu zeigen, daß die oben angeführten Gründe nicht genügend stichhaltig sind, um zu beweisen, was Bengtson damit beabsichtigt.

Das Endolabium der *Chironomus*-Larve wird von einem Nervenpaar innerviert, nämlich N. labii, das auch Mentum (Ectolabium) und Hypopharynx innerviert.

Über die Nerven, welche vom unteren Schlundganglion ausgehen, ist zu bemerken, daß sie sich prinzipiell wie bei der *Chironomus*-Larve verhalten. Einen N. endolabii gibt es somit gar nicht. Abgesehen also vom »selbständigen Innervieren« des Endolabium, so bleiben die »talande strukturförhallande« (sprechenden Strukturverhältnisse) des unteren Schlundganglion übrig. Diese sind leicht abzufertigen, da sie nach einer von mir vorgenommenen Untersuchung von *Phalacrocera* gar nicht existieren. (Dieselbe Kontrolluntersuchung ergibt auch deutlich, daß sich *Phalacrocera*, im Bau des unteren Schlundganglions, prinzipiell ganz wie *Chironomus* verhält und daß somit die Ordnung der Bengtsonschen Segmente ganz fehlerhaft ist.)

Ferner ist die postembryonale Entwicklung, wie Bengtson es tut, nicht verwendbar, um die morphologische Natur des Endolabiums zu begründen. Denn er weiß in der Tat noch weniger über die Extremitätennatur der Proboscis, als er über die Extremitätennatur des Endolabium weiß, und nicht die Natur der Proboscis soll die Natur des Endolabium beleuchten, sondern gar das Entgegengesetzte. Er geht somit von einem Satze aus, den er beweisen soll, macht sich also eines »circulus in demonstrando« schuldig.

Was nun das letzte Argument betrifft, so ist es nicht sicherer als die früheren. Er mag nämlich den Bau des Endolabiums mit dem jeder andern Art vergleichen, es wird doch ebenso fruchtlos sein, denn bei keiner Art ist vorher die Extremitätennatur des Endolabium bewiesen.

Als labiale Teile habe ich im vorigen die Glandula labii und den Hypopharynx in Anspruch genommen, und die Argumente hierfür entwickelt. Diese sind die Innervation aus dem Ganglion labii und die Lage des Musculus endolabii hypopharyngis. Dies streitet gegen die Bengtsonsche Auffassung der fraglichen Organe. Er faßt nämlich den Hypopharynx als eine pharyngeale Ausstülpung auf und läßt die Glandula labii sich im Pharynx öffnen, d. h. ein pharyngeales Derivat sein.

Für diese seine Auffassung der beiden Organe gibt er aber keine wirklich stützenden Gesichtspunkte an. Er führt freilich an, daß die Speicheldrüsen der »*Ctenophora*-Larve« in die zarte untere Pharyngealwand über dem »Endolabium« münden. Dies ist gut und schön, aber welches Kriterium gibt es wohl für die Auffassung, daß diese Partie wirklich die Pharyngealwand ist. Bei der *Chironomus*-Larve gehört die entsprechende Partie wenigstens nicht der Pharyngealwand an.

Vergleichen wir nun das Ectolabium der *Phalacrocera* mit dem Mentum des *Chironomus*, so finden wir sogleich, daß sie völlig gleichwertig sein müssen. Für das Mentum der *Chironomus*-Larve habe ich soeben bewiesen, daß es die Basalpartie des Labiums ist. Bengtson hält diese Partie der *Phalacrocera*-Larve als aus zwei Extremitätenanlagen gebildet. Hierbei stützt er sich in erster Linie auf die Weismannsche oben zitierte Abhandlung über die Entwicklung der *Chironomus*-Larve im Ei. Indessen wurde vorher nachgewiesen, daß die Begründung Weismanns an einem gewissen Irrtum leide. Indem ich dies nachwies, gab ich auch dem Bengtsonschen »Ectolabialsegment« den Todesstoß. Die »undisputablen« Labialnerven, welche aus dem unteren Schlundganglion ausgehen, und das »Ectolabium« innervieren, gehen beim *Chironomus* nicht direkt aus dem unteren Schlundganglion heraus, sondern sind Äste des N. labii, welcher auch das Endolabium innerviert. Diese Nerven können somit nicht als Stütze einer »Ectolabialsegment-Theorie« dienen. Ich habe somit der Bengtsonschen Theorie der Extremitätennatur des Endo- und Ectolabiums jede Stütze entzogen. Immerhin ist die Extremitätennatur des Endolabium durch meine Deutung der Weismannschen Resultate hinreichend begründet, während die des »Ectolabiums« ganz falsch ist.

Oben versuchte ich zu zeigen, daß die *Phalacrocera*-Larve sich, betreffend die Stammteile des Kopfes, nicht ursprünglich verhält. Wenden wir uns nun zu den Appendicularorganen, so finden wir, und hier stimmt uns Bengtson bei, daß die Antennen der *Phalacrocera*-Larve bedeutend reduziert sind. Sie haben nach Bengtson ihre Muskulatur eingebüßt. Die vermeintliche Ursprünglichkeit des Baues der Mandibeln, welche Bengtson hervorhebt, ist leicht zu widerlegen. Er beschreibt, daß die *Phalacrocera*-Larve vor der zweiten Häutung gegenständige Mandibeln hat, während sie nach dieser vertikal bewegliche aufweist. Diese Angabe wäre gewiß von Bedeutung, wenn die »Erucaeformia« wirklich allein mit solchen Mundteilen da ständen.

Dies scheint aber nicht der Fall zu sein. Aus den Untersuchungen WEISMANNS geht hervor, daß die *Chironomus*-Larven gegenständige Kiefer besitzen, wenn sie das Ei verlassen. Die Kiefer sind nun schon stark chitinisiert und können somit nicht vor der ersten Häutung ihre Form verändern. Ältere *Chironomus*-Larven haben vertikal bewegliche Mandibeln. Die *Chironomus*-Larven verhalten sich somit mit der *Phalacrocera*-Larve ziemlich übereinstimmend.

BENGTSON vergleicht ferner die Mandibeln der *Phalacrocera*-Larve mit denen der Thysanuren. Ohne auf diese Frage näher einzugehen, wage ich doch die Vermutung auszusprechen, daß ein Vergleich in dieser Hinsicht zwischen der *Chironomus*-Larve und den Thysanuren dieselben Anknüpfungspunkte ergeben sollte.

Aus dem vorigen geht aber hervor, daß die dem Kopfbau entnommenen Gründe, welche BENGTSON beim Konstruieren seines Stammbaumes (S. 102) verwendet, nicht im BENGTSONschen Sinne für diesen Zweck verwertet werden können.

Der Kopf der *Phalacrocera*-Larve ist ein stark abgeänderter Larvenkopf, in welchem die Mundteile (wie bei Larven überhaupt), sich primitiv verhalten. Die Lage der Schlundganglien in der Kopfkapsel[1] ist freilich primitiv, ihre Lage im Thorax sekundär, aber diese Verhältnisse als systematischen Grund zu verwerten, wie es BRAUER tut, ist nicht zulässig, da ja die Verlagerung dieser Teile wohl bei verschiedenen Arten hat parallel geschehen können[2].

Das Frontalorgan (Fig. 19).

Ehe ich diesen Aufsatz zum Abschluß bringe, möchte ich einige Worte über das für die *Chironomus*-Larve neuentdeckte Frontalorgan sagen.

Schon im voraus will ich hervorheben, daß die Natur des Organs mir wenig klar geworden ist. Nur das kann ich bestimmt aussagen, daß es ein Sinnesorgan ist.

Betrachten wir es von der Fläche heraus, so erscheint es als eine abgerundete Scheibe, in welcher wir eine Zahl vom Mittelpunkt

[1] Die Schlundganglien der *Phalacrocera*-Larve liegen auf der Grenze zwischen Kopf und Prothorax, und haben somit keine typische Lage im Kopfe, wie es BENGTSON behauptet. Wenigstens ist dies bei den Larven der Fall, die ich untersucht habe.

[2] Dies wird durch die Tatsache angedeutet, daß es in der Gattung *Chironomus* sowohl Arten gibt, welche die Ganglien in der Kopfkapsel haben, wie solche, wo die Ganglien thorakale Lage haben.

ausstrahlender dunkler Bänder sehen. Außerdem sieht man bei hoher Einstellung des Mikroskoptubus in der Mitte der Scheibe, in dem sie bekleidenden Chitin einen runden scharf begrenzten ziemlich unansehnlichen Körper (oder Borste?).

Ein Querschnitt durch das betreffende Organ zeigt:

1) daß die cellulären Bestandteile von einer doppelten Chitinschicht überlagert sind. Die äußere Schicht ist basophil, die innere acidophil.

2) daß sich in der Mitte des Organs in der äußeren Chitinlage eine Vertiefung befindet. In diese Vertiefung eingesenkt ist ein sphärischer Chitinkörper, zum größten Teil aus basophilem Chitin gebildet. An dessen äußerer Seite ist aber eine kleinere Partie nicht färbbares Chitin (siehe die Fig. 19).

3) daß das Organ im Innern aus einem konischen Teil besteht, welcher aus bipolaren Ganglienzellen gebildet ist, die in unmittelbarer Verbindung mit Nervenfasern stehen; diese bilden einen ziemlich kräftigen Nerv, der sich mit dem Nervus opticus vereint. Außerdem beteiligen sich Hypodermiszellen am Aufbau des Organs.

und 4) daß die radialen dunklen Bänder ziemlich rätselhaft sind. Sie bestehen aus einem körnigen Zellprodukt. Als Pigmentbänder kann ich sie nicht anerkennen, denn sie sind nicht scharf gefärbt, glänzend, sondern nur dunkel graufarbig (bei ungefärbtem Material). Von Eisenhämatoxylin werden sie schwarz, von Ehrlichs Hämatoxylin werden sie nicht gefärbt, Kongorot färbt sie stark rot.

Das so aufgebaute Organ möchte eine gewisse Ähnlichkeit mit einem Punktauge besitzen. Die Chitinlinse macht die Annahme, daß es ein Punktauge ist, nicht unwahrscheinlich. Wäre es aber ein normal fungierendes Punktauge, würde es normales Pigment besitzen.

Ich möchte die Auffassung des Organs vertreten, daß es ein reduziertes Punktauge sei, welches im früheren Larvenleben funktioniert hat.

Bei den Dipteren sind einfache Augen nur selten gesehen worden. So sagen Miall und Hammond (1900) in ihrer Monographie über *Chironomus* (S. 91): »There are no functional simple eyes, but between the compound eyes and near the top of the head are a pair of small stalks, which in the pupa are connected with the brain by a single median nerve. Dufour (1851, p. 178) has described, in the crane-fly (*Tipula oleracea*), a minute ocellary nerve terminated by a pigmented retina, and also a small rounded prominence behind the insertion of each antenna. These he regards as the functionless

representatives of the ocelli of other Dipterous families. The Culicidae, Chironomidae, Psychodidae, Tipulidae, like the Simulidae and most Cecidomyidae, have as a rule no ocelli. SCHINER (1862—64) has however found traces of ocelli in some Chironomidae, especially *Tanypus*. OSTEN-SACKEN (1887, p. 169) notes that Trichocera has distinct ocelli, and he thinks that Pedicia has something like them.«

MIALL und HAMMOND (l. c.) bilden einen Schnitt durch die frontalen Fortsätze der *Chironomus*-Puppe ab, aus dem zu sehen ist, daß damit ein ziemlich kräftiger Nerv in Verbindung steht und daß sie einen mit dem Nervenendapparat der Frontalaugen der *Chironomus*-Larve analog gebauten Endapparat besitzen. Es scheint mir deshalb außer Zweifel zu sein, daß die Stirnhöcker der voll entwickelten Fliege mit den Frontalaugen der Larve homolog sind. Die frontalen Fortsätze der entwickelten Fliege sind somit morphologisch mit den Punktaugen identisch.

Stockholm, im Dezember 1903.

Verzeichnis der zitierten Litteratur.

S. BENGTSON, 1897. Studier öfver Insektlarver. I. Till kännedomen om Larven of Phalacrocera replicata (Lin.). Akad. Afhandl. Lund. (Lunds universitets Årsskrift, Bd. XXXIII). S. 1—117. Pl. I—IV.

JOA. FRIEDR. BRANDT (1835). Bemerkungen über die Mundmagen- oder Eingeweidenerven der Evertebraten. Mem. Acad. imp. des Sc. de St. Pétersbourg. S. 6, T. III, part 2. (Sc. nat., T. I.)

F. BRAUER, 1883. Die Zweiflügler des Kaiserlichen Museums zu Wien. III. Systematische Studien der Dipterenlarven usw. Wien. Akad. Denkschr. XLVII. 100 S. Pl. I—V.

O. BÜTSCHLI, 1870. Zur Entwicklungsgeschichte der Biene. Diese Zeitschr. Bd. XX. S. 519—564. Taf. XXIV—XXVII.

J. CARRIÈRE, 1890. Die Entwicklung der Mauerbiene (Chalicodoma muraria Fabr.) im Ei. Arch. f. mikr. Anat. Bd. XXXV. S. 141—165. Taf. VIII, VIIIa.

J. CARRIÈRE, (1893) 1897. Die Entwicklungsgeschichte der Mauerbiene (Chalicodoma muraria Fabr.) im Ei. Herausgegeben und vollendet von O. BÜRGER. Nova Acta Akad. Leop.-Carol. der Naturforscher. Bd. LXIX. Nr. 2. S. 255—419. Taf. XIII—XXV.

N. CHOLODKOWSKY, 1891. Die Embryonalentwicklung von Phyllodromia (Blatta) germanica. Mém. Ac. St. Pétersbourg. Bd. XXXVIII.

A. M. CLAYPOLE, 1898. The Embryology and Oögenesis of Anurida maritima (Guér.). Journ. of Morph. Vol. XIV. S. 219—300. Pl. XX—XXXV, 11 Fig.

L. DUFOUR, 1851. Recherches anatomiques sur les Diptères. Acad. des Sciences, Sav. Etr. X 1. p. 171—360. Pl. I—XI.

J. W. Folsom, 1899. The Anatomy and Physiology of the Mouth-Parts of the Collembolan, Orchesella cincta L. Bull. Mus. Comp. Zoöl. Vol. XXXV. No. 2. p. 7—39. 4 pl.

J. W. Folsom, 1900. The Development of the Mouth-Parts of Anurida maritima Guér. Bull. Mus. Comp. Zoöl. Harvard College. Vol. XXXVI. No. 5. p. 87—157. Pl. I—VIII.

Auguste Forel (1874). Les Fourmis de la Suisse. 1874.

M. Ganin, 1874. Hoffmann und Schwalbe, Jahresber. S. 395—397.

V. Graber, 1889. Vergleichende Studien über die Embryologie der Insekten und insbesondere der Musciden. Denkschr. Akad. Wiss. Wien. Bd. LVI.

V. Graber, 1890. Vergleichende Studien vom Keimstreif der Insekten. Ibid. Bd. LVII.

B. Grassi, 1884. Studi sugli Artropodi. Intorno allo sviluppo delle api nell' uovo. Atti Acad. Gioen. Sci. Nat. Catania. Ser. 3. T. XVIII. p. 145—222. 10 Tav.

K. Heider, 1889. Die Embryonalentwicklung von Hydrophilus piceus L. 98 S. 13 Taf. Jena.

R. Heymons, 1894. Über die Bildung der Keimblätter bei den Insekten. Sitzungsber. Akad. Wiss. Berlin.

R. Heymons, 1895. 1) Die Segmentierung des Insektenkörpers. Anhang zu der Abh. Königl. Preuß. Akad. Wiss. Berlin. 39 S. 1 Taf.

R. Heymons, 1895. 2) Die Embryonalentwicklung von Dermapteren und Orthopteren. Jena.

R. Heymons, 1896. Grundzüge der Entwicklung und des Körperbaues von Odonaten und Ephemeriden. Anh. zu der Abh. Königl. Preuß. Akad. Wiss. Berlin. 66 S. 2 Taf.

R. Heymons, 1897. 1) Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen an Lepisma saccharina L. Diese Zeitschr. Bd. LXII. S. 583—631. Taf. XXIX u. XXX, 3 Fig.

R. Heymons, 1897. 2) Mittheilungen über die Segmentirung und den Körperbau der Myriopoden. Sitzungsber. Königl. Preuß. Akad. Wiss. Berlin. Bd. XL. S. 915—923. 2 Fig.

R. Heymons, 1897. 3) Über die Organisation und Entwicklung von Bacillus rossii Fabr. Ebenda. Phys.-math. Klasse. S. 363.

R. Heymons, 1897. 4) Über die Bildung und den Bau des Darmkanals bei niederen Insekten. Sitzungsber. Ges. Nat. Freunde Berlin.

R. Heymons, 1897. 5) Über die Zusammensetzung des Insektenkopfes. Ebenda.

R. Heymons, 1899. Über die bläschenförmigen Organe bei den Gespenstheuschrecken. Ein Beitrag zur Kenntnis des Eingeweidenervensystems bei den Insekten. Sitzungsber. der K. Preuß. Akad. der Wiss. zu Berlin. T. XXX. S. 563.

T. H. Huxley, 1878. A Manual of the Anatomy of Invertebrated Animals. 596 S. 158 Fig. New York.

Charles Janet, 1894. Etudes sur les Fourmis. Note 4. Pelodera des glandes pharyngiennes de Formica rufa. Mem. Soc. Zool. de Fr. T. VII. p. 45. Paris.

Charles Janet (1898). Etudes sur les Fourmis, les Guêpes et les Abeilles. Note 19. Anatomie du corselet de la Myrmica rubra reine. Ibid. T. XI. p. 393. Paris.

CHARLES JANET, 1899. 1 Sur les Nerfs céphaliques, les Corpora allata et le Tentorium de la Fourmi (Myrmica rubra L.). Ibid. T. XII. p. 295. Paris 1899. 40 pag., 3 fig., 4 pl.

CHARLES JANET, 1899. 2) Essai sur la constitution morphologique de la tête de l'insect. Paris. 74 pag. 2 fig., 7 pl.

FRANZ LEYDIG (1864). Vom Bau des thierischen Körpers. Tübingen.

FR. MEINERT (1860). Bidrag til de danske Myrers Naturhistorie. Det Kong. danske Videnskab. Selskabs Skrifter. 5. R. Naturv. og Mathem. Afdeling. T. V. Kjöbenhavn.

FR. MEINERT, 1881. Fluernes Munddele (Trophi Dipterorum). Pp. 91, Pl. VI. Kjöbenhavn. 4⁰.

FR. MEINERT. 1886. De eucephale Myggelarver. Vidensk. Selsk. 6 Række, naturvid. og math. Afd. III, 5. p. 373—493. Pl. I—IV.

L. C. MIALL and A. R. HAMMOND, 1892. The Development of the Head of the Imago of Chironomus. Linn. Trans., Zool. 2nd ser. V. p. 265—279. Pl. XXVIII—XXXI.

L. C. MIALL and A. R. HAMMOND, 1900. The Structure and Life-History of the Harlequin Fly (Chironomus). Oxford. p. 1—196. 1 Taf., 129 Fig.

C. R. v. OSTEN-SACKEN, 1886—1887. Studies on Tipulidae. Part I. Berlin. Ent. Zeitschr. XXX. p. 153—188. Part II. Ibid. XXXI. p. 163—242.

A. S. PACKARD, 1871. Embryological Studies on Diplax, Perithemis and the Thysanurous Genus Isotoma. Mem. Peabody Acad. Sci. No. 2. 21 pag. 3 pl., 6 fig.

A. S. PACKARD, 1898. A Text-Book of Entomology. New York. p. 1—729. 2 pl., 654 fig.

W. PATTEN, 1884. The Development of Phryganids, with a Preliminary Note on the Development of Blatta germanica. Quart. Journ. Micr. Sci. Vol. XXIV. p. 549—602. Pl. XXXVI *A*—XXXVI *C*.

Mlle MARIA YVAN PAVLOVA (1895). Sur la structure de l'appareil circulatoire et du système nerveux sympathique des Insectes, et en particulier des Orthoptères (russisch). Trav. du Lab. de Zool. de l'Univ. de Varsovie.

J. R. SCHINER, 1862—1864. Fauna Austriaca. Die Fliegen (Diptera). 2 Vols. Pl. I, II. Wien. 8⁰.

A. TICHOMIROFF. 1879. Über die Entwicklungsgeschichte des Seidenwurms. Zool. Anz. II. Jahrg. Nr. 20. S. 64.

A. TICHOMIROFF, 1882. Zur Entwicklungsgeschichte des Seidenspinners (Bombyx mori) im Ei (russisch). Arb. Labor. Zool. Mus. Moskau. 1 Bd.

H. UZEL, 1897. 1) Vorläufige Mittheilung über die Entwicklung der Thysanuren. Zool. Anz. Bd. XX. S. 125—132.

H. UZEL, 1897. 2) Beiträge zur Entwicklungsgeschichte von Campodea staphylinus Westw. Ibid. Bd. XX. S. 232—237.

H. UZEL, 1898. Studien über die Entwicklung der apterygoten Insekten. VI. 58 S. 6 Taf., 5 Fig. Berlin.

A. VOELTZKOW, 1889. 1) Entwicklung im Ei von Musca vomitoria. Würzburger Arbeiten. IX. Bd. S. 1—48. Taf. I—IV.

A. VOELTZKOW, 1889. 2) Melolontha vulgaris, ein Beitrag zur Entwicklung im Ei bei Insekten. Ibid. IX. Bd. S. 49—64. Taf. V.

H. VIALLANES, 1887. Études histologiques et organologiques sur les centres nerveux et les organes des sens des animaux articulés. Ann. Sci. Nat. Sér. 7. Zool. T. IV. 120 pag. pl. I—VI.

A. Weismann, 1863. Die Entwicklung der Dipteren im Ei, nach Beobachtungen an Chironomus spec. Musca vomitoria und Pulex canis. Diese Zeitschr. XIII. Bd. S. 107–210. Taf. VII—XIII.

A. Weismann, 1866. Die Metamorphose der Corethra plumicornis. Ibid. XVI. Bd. S. 45—127. Taf. III—VII.

W. M. Wheeler, 1889. The Embryology of Blatta germanica and Doryphora decemlineata. Journ. of Morph. Vol. III. p. 291—386. Pl. XV—XXI, 16 Fig.

W. M. Wheeler, 1893. A Contribution to Insect Embryology. Ibid. Vol. VIII. p. 1—160. Pl. I—VI, 7 Fig.

E. Witlaczil, 1884. Entwicklungsgeschichte der Aphiden. Diese Zeitschr. Bd. XL. S. 559. Taf. XXVIII–XXXIV.

N. Zograff, 1883. Contributions to the Knowledge of the Embryological Development of Geophilus ferrugineus L. K. and Geophilus proximus L. K. Studies Lab. Zool. Mus. Moscow Univ. Vol. II. Pt. 1. 77 pag. 108 fig.

Erklärung der Abbildungen.

Erklärung der Figurenbezeichnungen:

ant, Antenne;
ant.w, Antennenwurzel;
c.al, Corpora allata;
clyp, Clypeus;
conn.I, erstes Konnektiv (zwischen unterem Schlundganglion und erstem Thoraxganglion);
D, Darmtractus;
D.rm, Ringmuskeln des Darmes;
Dt.m.IV—VI, Dorsalteil des IV.—VI. Metamers;
end, das Endolabium;
Ep, der Epipharynx;
Ff, Fußfalte;
g.fr, Ganglion frontale;
gl.lab, Glandula labii;
g.oe, Ganglion oesophagi;
g.opt, Ganglion opticum;
g.tr.f.im, Leitband (Muskel) der Transversalfalte des imaginalen Kopfes;
h, Hals des Kopfes;
h.K, hinterer Kopfrand;
h.P, hinteres Punktauge;
hyp, der Hypopharynx;
im, Imaginalorgan;
im.ant, Imaginalorgan der Antennen;
im.end, Imaginalorgan des »Endolabiums«;
im.F, Imaginalorgan der Facettenaugen;
K, Kopffalte;
lab, Labrum (Oberlippe);
l.d, Deutocerebrum;
Lg.clyp, Lateralgrenze des Clypeus;
Lg.m.I—V, Lateralgrenze des I.—V. Metamers;
l.pr, Protocerebrum;
l.t, Tritocerebrum;
m, Mentum;
m.abd.mand, Musculus abductor mandibulae;
m.add.end, Musculus adductor endolabii;
m.add.mand, Musculus adductor mandibulae;
m.add.max, Musculus adductor maxillae;
m.constr.lab, Musculus constrictor labri;
md, Mandibula;
m.d.ph.I—V, Musculus dilatator pharyngis I—V;
m.e.h, Musculus endolabii hypopharyngis;
M.gl.lab, Mündung der Speicheldrüse;
m.r.l.l, Musculus retractor labri lateralis;
m.r.l.m, Musculus retractor labri medialis;

m.r.t.b.i, Musculus retractor tubae buccalis inferior;
m.r.t.b.s, Musculus retractor tubae buccalis superior;
mx, Maxilla;
n.ant, Nervus antennarum;
n.fr, Nervus frontalis;
n.l, Nervus labii;
n.lab, Nervus labralis;
n.lf, Nervus labro-frontalis;
n.md, Nervus mandibularis;
n.md.mx, Nervus mandibulo-maxillaris;
n.mx, Nervus maxillaris;
n.opt, Nervus opticus;
n.rec, Nervus recurrens;
n.ventr, Nervus ventricularis;
Org.fr, Frontalorgan;
proth, Prothorax;
Schlg, Schlundganglion;
Sk, Schlundkonnektiv (Schlundring);
Sm, Submentum;
Th.g.I, erstes Thoracalganglion;
Tr, Trachee, welche in Verbindung mit den Corpora allata steht;
tr.f.im, Transversalfalte der imaginalen Kopfanlage;
u.Schlg, unteres Schlundganglion;
v.clyp, Vorderrand des Clypeus;
v.d, Dorsalgefäß (Herz);
v.P, vorderes Punktauge.

Tafel XXVII.

Fig. 1. Vierter Querschnitt aus einer Schnittserie von 95 Schnitten durch den Kopf.

Fig. 2. 43. Querschnitt daher.

Fig. 3. 58. Querschnitt daher.

Fig. 4. Horizontalschnitt durch den Kopf; ein wenig schief.

Fig. 5. Sagittalschnitt durch den Kopf.

Fig. 6. Oberes Schlundganglion von der *Sialis*-Larve.

Fig. 7. Schlundganglion von unten gesehen.

Fig. 8. Schlundganglion in seitlicher Ansicht.

Fig. 9. Querschnitt durch den Thorax auf der Höhe des hinteren Kopfrandes.

Fig. 10 u. 11. Querschnitte durch den Thorax auf der Höhe der imaginalen Facettenaugen.

Tafel XXVIII.

Fig. 12. Querschnitt durch den Thorax auf der Höhe des Schlundringes.

Fig. 13. Querschnitt durch den Thorax auf der Höhe des Ganglion oesophagi.

Fig. 14. Querschnitt des Thorax durch das Ganglion opticum.

Fig. 15. Querschnitt durch den Thorax auf der Höhe des ersten Konnektivs.

Fig. 16. Querschnitt durch den Thorax auf der Höhe des ersten Thoracalganglions.

Fig. 17. Querschnitt durch den Thorax auf der Höhe der Corpora allata (*c.al*).

Fig. 18. Schematische Darstellung der Kopfmetameren.

Fig. 19. Frontalorgan.

Über Sinnesorgane an den Tentakeln des Genus Cardium.

Von

Erich Zugmayer.

(Aus dem zoologischen Institut der Universität Heidelberg.)

Mit Tafel XXIX und zwei Figuren im Text.

Geschichtlicher Überblick.

Die ersten Mitteilungen über das Vorhandensein von lichtempfindlichen Organen — von solchen soll der Hauptsache nach die Rede sein — an Muscheln rührt von J. X. Poli (1) her, der die Genera *Pecten* und *Spondylus* daraufhin untersuchte. Im Jahre 1840 nennt W. Grube (2) als augentragende Muscheln nur *Pecten* und *Lima*, mit der Begründung, daß nur bei diesen Gattungen infolge ihrer größeren Bewegungsfähigkeit sich vorteilhafterweise Sehorgane bilden konnten. J. G. F. Will (3) beschrieb vier Jahre später (1844) augenähnliche Organe bei *Cardium edule* und Th. v. Siebold (4) erwähnte sie 1848 mit folgenden Worten: »Die Arten von *Cardium* können eine außerordentliche Menge kontraktiler Stiele, an deren Spitze ein einen Edelsteinglanz von sich gebendes Auge angebracht ist, von den äußeren Mündungen der beiden kurzen Mantelröhren zwischen den klaffenden Schalen hervorstrecken.«

Nun folgt, soweit *Cardium* in Betracht kommt, eine große Lücke bis zum Jahre 1885. Um diese Zeit untersuchten zwei Forscher, J. Carrière und B. Sharp (5, 6) die augenartigen Organe dieses Genus. Der erstere äußert sich über die fraglichen Organe folgendermaßen: »Die Tentakel erscheinen hier gegen die Spitze hin mit einer größeren Anzahl metallisch glänzender Punkte besetzt, während die einstülpbare Spitze selbst mit einer rötlichen Masse erfüllt ist . . . . Augen jedoch sind es nicht und deshalb kann ich an dieser Stelle keine eingehendere Beschreibung der leuchtenden Zellen des Epithels und der Tentakelspitze geben. Ich glaubte nun Leuchtorgane vor mir zu haben. Schließt man aber das Licht gänzlich ab, so erlischt der

Glanz und es findet hier somit keine selbständige Lichtentwicklung statt.« Eine bestimmte Deutung der Funktion des Organs gibt CARRIÈRE nicht. — SHARP erzielte keinerlei Erfolg; die Tatsache, daß er nicht einmal die äußerlich sichtbaren Pigmentflecke wahrnehmen konnte, ist ihm seither so oft vorgeworfen worden, daß es wenig Sinn hat, dies nochmals zu wiederholen, zumal er selbst die Möglichkeit zugibt, daß sein Material durch mangelhafte Konservierung verdorben gewesen sei.

Im folgenden Jahre (1886) berichteten W. PATTEN und K. DROST (7, 8) über die in Rede stehenden Organe. Beide Autoren schreiben ihnen Lichtempfindlichkeit zu, fassen aber ihren Bau vollkommen verschieden auf. — B. RAWITZ (9), der 1892 die Untersuchungen von PATTEN und DROST kontrollierte, gelangt zu einer dritten abweichenden Meinung, gibt jedoch ebenfalls die Lichtempfindlichkeit der Tentakelorgane als höchst wahrscheinlich zu. — W. NAGEL (11) erwähnt die europäischen *Cardium*-Arten, besonders *Cardium edule*, als »lichtempfindliche, augenlose Tiere«. Derselbe Autor beschreibt bei *Cardium oblongum* »rätselhafte Organe« (12), die jedenfalls mit dem haartragenden Sinnesorgan identisch sind, das bei verschiedenen Species von *Cardium* vorkommt. R. HESSE (13) endlich gedenkt des Genus *Cardium* nur nebenbei unter Beziehung auf PATTEN und K. KISHINOUYE (10).

Die Untersuchungen des letztgenannten Forschers stehen von den bisher genannten ziemlich abseits, da er als erster über die Augen der japanischen Species *Cardium muticum* berichtet, die von denen des *Cardium edule* stark abweichen. Im folgenden soll nun auf die einzelnen von mir untersuchten Formen näher eingegangen werden.

Cardium edule L. (Figg. 1—3).

An den kurzen, kaum den Mantelrand überragenden Siphonalwülsten dieser Muschel findet sich eine Anzahl von kontraktilen Tentakeln, von denen die Mehrzahl knapp unterhalb der Spitze, und zwar auf der der Siphonalöffnung zugekehrten Seite, einen bräunlichen Pigmentfleck trägt, der schon mit unbewaffnetem Auge leicht erkennbar ist. Bei dem größten Exemplar, das mir zur Verfügung stand und dessen Schale einen Längsdurchmesser von nahezu 4 cm hatte, zählte ich unter 93 Tentakeln 70 oder 71, die den erwähnten Pigmentfleck aufwiesen; sie waren, ebenso wie die übrigen, pigmentlosen Tentakel, auf Anal- und Branchialsipho annähernd gleichmäßig verteilt. Da ich nur konserviertes Material untersuchen konnte, und

die Tentakel sich naturgemäß beim Fixieren kontrahiert hatten, vermochte ich die Länge eines ganz gestreckten Tentakels nicht zu messen. Doch ließ sich immerhin aus der stärkeren oder schwächeren Fältelung des Tentakels der Grad der Kontraktion annähernd bestimmen. Die längsten Tentakel, die ich in diesem Zustande maß, waren $1\frac{1}{2}$—$1\frac{3}{4}$ mm lang, doch fanden sich auch solche, die scheinbar sehr wenig zusammengezogen waren und doch bloß eine Länge von höchstens 0,9 mm aufwiesen. Dies gilt für die pigmentierten Tentakel; die pigmentlosen waren im allgemeinen kürzer; wenn sie auch oft genug $1\frac{1}{2}$ mm erreichten, so waren sie doch niemals länger, als die längsten unter den pigmentierten, was ja leicht begreiflich ist, da diejenigen Tentakel, die an ihrer Spitze ein Sinnesorgan tragen, vorteilhafterweise länger sein müssen, als die übrigen. Den von mehreren Autoren erwähnten Edelsteinglanz konnte ich nicht beobachten, da er jedenfalls nur dem lebenden Tier zukommt.

Schon an einem ganzen, leicht gefärbten und aufgehellten Tentakel lassen sich in Umrissen die einzelnen Teile erkennen, aus denen sich das kleine Tentakelsinnesorgan zusammensetzt.

Über die funktionelle Bedeutung dieser Teile gehen freilich die Meinungen stark auseinander; ich beschränke mich daher zunächst auf eine rein deskriptive Aufzählung.

Denken wir uns den Tentakel von der Seite gesehen (vgl. Fig. 1), so daß der Pigmentfleck nur zur Hälfte sichtbar ist, so sehen wir zunächst in der Längsachse des Tentakels einen starken Nerv (*N*) verlaufen, der von parallel ziehenden Muskelbündeln umgeben und durch transversale Bindegewebsstränge vielfach eingeschnürt und zu Krümmungen gezwungen wird. Die Hauptmasse der Muskeln verläuft auf der dem Pigmentfleck abgekehrten Seite des Nervs und nimmt ihren Weg nach einer an der Tentakelspitze gelegenen Grube, die je nach dem Grad der Kontraktion mehr oder minder vertieft ist. Der Nerv bleibt gleich stark bis zu der Stelle, wo er sich dem Sinnesorgan nähert; hier gabelt er sich und entsendet einen Ast nach der Scheitelgrube, während der andre Ast (*Sg*) fast rechtwinkelig abbiegt und sich dem Sinnesorgan zuwendet; sein weiterer Verlauf kann bei dem in toto aufgestellten Tentakel nicht verfolgt werden. Wenden wir uns nun zu dem Komplex, den ich gleich als Sinnesorgan bezeichne, so sehen wir, daß das Pigment der Epidermis angehört und daß dieser pigmentierte Teil der Epidermis (*Pm*) sich wie eine braune Kappe knapp unterhalb der Tentakelspitze ausbreitet und zwei deutlich unterscheidbare Gebilde umschließt. Erstens einen annähernd kugeligen

Körper (*L*), der aus großen lichten Zellen mit eben solchen Kernen besteht und mit seiner der Scheitelgrube zugewendeten Seite fast bis an die dort nicht pigmentierte Epidermis heranreicht, und zweitens: eine dunklere, faserige Masse (*Ag*), die den kugeligen Körper proximalwärts becherförmig umfaßt und daher im optischen Durchschnitt halbmondförmig erscheint. Beide Körper werden vom Pigmentepithel halb verdeckt, weshalb es nicht möglich ist, ohne Zuhilfenahme des Mikrotoms weiteres zu erkennen.

Bevor ich die Resultate meiner eignen Untersuchungen wiedergebe, will ich rekapitulieren, was die Ansichten der drei Forscher (Drost, Patten und Rawitz) sind, die den fraglichen Organkomplex genauer untersuchten. Die Arbeiten von Drost und Patten sind im Anfang des Jahres 1886 erschienen, doch kannte keiner der beiden Autoren die Arbeit des anderen vor der Veröffentlichung seiner eignen Resultate.

Drost behandelt die Gebilde an den Tentakelspitzen nicht als einheitliches Sinnesorgan, sondern unterscheidet: »Erstens das pigmentierte lichtempfindliche Sinnesepithel an der Wölbung unterhalb der Cirrenspitzen, zweitens das aus Stützzellen und äußerst langhaarigen Sinneszellen zusammengesetzte Organ, welches in einer Einsenkung der Cirrenspitze gelegen ist« (S. 183). Den erwähnten kugeligen, aus großen, lichten Zellen bestehenden Körper faßt er als ein zu dem pigmentierten Sinnesepithel gehöriges Ganglion auf, das sich direkt in den Stammnerv fortsetzt. Das Gebilde endlich (*Ag*), das den kugeligen Körper (das Ganglion nach Drost) becherförmig umschließt, nennt er »faserige, den kompakten Schleimzellen verwandte Masse«. Bei seinen Versuchen an lebenden Cardien konnte er feststellen, daß die Tentakel, die im Ruhezustand radiär und horizontal um die Siphonalöffnungen ausgebreitet sind, so daß ihre Spitzen von dem Sipho abgekehrt sind und die Pigmentflecken daher nach oben zu liegen kommen (d. h. wenn wir von oben oder außen auf die Siphonalöffnung sehen), sich mitsamt den Siphonen rasch kontrahieren, sowie ein Schatten auf die Muschel fällt. Die Tentakel legen sich dabei nach innen um, so daß sie die Siphonalöffnungen reusenartig verschließen und die pigmentierten Stellen nunmehr nach innen und unten gekehrt sind; gleichzeitig wird die Schale geschlossen. Diese Anordnung erscheint allerdings sehr zweckmäßig, wenn man sich der Auffassung Drosts anschließt, da bei der ausgebreiteten Lage der Tentakel ein möglichst großes Gesichtsfeld — wenn dieser Ausdruck gestattet ist — beherrscht wird.

Abgesehen davon, daß PATTEN den Apparat für ein einheitliches, lichtempfindliches Sinnesorgan hält, tritt er sofort in prinzipiellen Gegensatz zu DROST, indem nach seiner Ansicht das Pigmentepithel durchaus kein reizbares Sinnesepithel ist, sondern dazu dient, den Lichtzutritt an den pigmentierten Stellen zu verhindern. Auch behauptet PATTEN, daß die Pigmentflecken auf der den Siphonalöffnungen abgekehrten Seite der Tentakel lägen. Wenn diese letztere Behauptung richtig wäre, dann wäre freilich die strahlige Ausbreitung der Tentakel auch im Sinne PATTENS sehr zweckmäßig, da dann die Pigmentflecken nach unten zu liegen kämen und die dem Licht zugängliche Seite oben wäre. Doch kann ich nicht verstehen, wie PATTEN zu dieser Ansicht gekommen ist. Bei den Muscheln, die ich untersuchte, waren infolge des Abtötens im konservierenden Medium Siphonen und Tentakel stets kontrahiert und infolge dessen ihre Lage so, wie sie sie nach DROST einnehmen, wenn die Muschel durch einen auf sie fallenden Schatten beunruhigt wird. In diesem Zustand war von oben (d. h. bei dem Blick auf die Siphonalöffnungen) von Pigment überhaupt nichts zu sehen, sondern man bemerkte den dunklen Fleck an der Tentakelspitze erst, wenn man die Tentakel mit einer Nadel zurückbog. Nicht bei einem einzigen Tentakel konnte ich den Pigmentfleck auf der äußeren Seite finden; ausnahmslos lag er auf der der Siphonalöffnung zugewendeten Seite.

Die übrigen Teile des Sinnesorgans faßt PATTEN, wie schon gesagt, in einer von DROSTS Ansicht völlig abweichenden Weise auf, mit Ausnahme der haartragenden Zellen in der Scheitelgrube des Tentakels; hier hat er »tufts of stiff sense hairs« gefunden und deutet sie mit DROST als Sinnes- nicht als Wimperhaare. Der kugelige, aus großen, lichten Zellen bestehende Körper (*L*), DROSTS Ganglion, ist nach PATTEN die Linse; das faserige, becherförmige Gebilde nennt er »Argentea« oder »Tapetum«. Zwischen Linse und Argentea unterscheidet er zwei weitere Bestandteile, die DROST überhaupt nicht erwähnt. Doch sind gerade sie es, auf die sich PATTENS Meinung von dem einheitlichen Augencharakter des Organkomplexes stützt. Auf dem Schnitt gesehen, stellen sich diese zwei Bestandteile nach PATTENS Zeichnung und Beschreibung folgendermaßen dar. Der Argentea zunächst, also proximal, liegt eine Reihe von Zellen, deren Längsachse etwa parallel zu der des Tentakels ist. Sie sind an ihrem distalen Ende verbreitert und dort befinden sich, die Enden der Zellen ausfüllend, die großen, hellen Kerne. Jeder Kern hat einen deutlichen Nucleolus und um diesen findet sich eine kreisförmige,

nahezu farblose Zone, während die Peripherie des Kernes dunklere, körnige Substanz aufweist. Die Zellen liegen nicht dicht nebeneinander, sondern getrennt in einer gemeinsamen Grundmasse. In dem schmalen freibleibenden Band zwischen dieser Zellenreihe und der Linse finden sich einige dunkle, schmale Kerne, deren Achse senkrecht zu der des Tentakels steht. Die erstgenannten, großen Zellen faßt PATTEN als Retinazellen auf, die andern, von denen nur die Kerne zu sehen sind, als Zellen des Sehganglions. Sonach wären nach PATTEN mit Linse, Pigment, Retina, Ganglion und Tapetum »all the elements characteristic of an eye« gegeben.

Vollkommen verschieden ist die Meinung, welche RAWITZ über das fragliche Sinnesorgan äußert. Der Auffassung DROSTS schließt er sich insofern an, als er den pigmentierten Epithelzellen ebenfalls Lichtempfindlichkeit zuschreibt; ebenso teilt er im allgemeinen DROSTS Ansicht über das Gebilde, das PATTEN »Argentea« nennt. DROST bezeichnete es als »faserige, den kompakten Schleimzellen verwandte Masse«. RAWITZ als »Tropfenmasse«. Sie soll nach RAWITZ von der Linse (PATTEN) abgeschieden werden, während DROST die Masse aus jenen Zellen hervorgehen läßt, welche den Linsenzellen vollkommen gleichen, und die in der Tentakelhöhle überall zerstreut sind (Fig. 1 *Bgz*). Als Sekret wird also die Masse von beiden Autoren gedeutet. RAWITZ schreibt ihr sogar giftige Eigenschaften zu, was er aus ihrem färberischen Verhalten erkannt haben will. Das Gift soll dazu dienen, kleine, der Muschel schädliche Organismen, die in den zuführenden Sipho eindringen, abzutöten. Die Ausführgänge für dieses Sekret vermutet RAWITZ zwischen den pigmentierten Epithelzellen, obgleich er sie nicht gesehen hat. RAWITZ hat jedenfalls auch übersehen, daß das fragliche Gewebe deutlich faserig ist, was bei einer sezernierten »Tropfenmasse« schwerlich der Fall sein könnte, und noch mehr, daß die Fasern Zellen angehören, deren Kerne sich mit Boraxkarmin leicht erkennbar färben. Die Annahme, daß es sich hier um eine von sezernierenden Zellen herrührende, aus kleinen Tröpfchen bestehende Substanz handle, ist somit ganz hinfällig. Wenn RAWITZ ferner sagt, daß das von ihm sogenannte »Sekret« bei vielen Tentakeln nicht anzutreffen sei, muß ich ihm gleichfalls widersprechen; ich habe eine gute Anzahl von Exemplaren verschiedener Herkunft untersucht und stets das in Rede stehende Gewebe als einen Komplex faseriger, kernhaltiger Zellen vorgefunden (s. Textfig. 1).

DROST begründet seine Meinung, daß die Linse PATTENS das zu dem lichtempfindlichen Pigmentepithel gehörige Ganglion sei,

damit, daß er den Nerv bis zu dem angeblichen Ganglion verfolgen konnte. Im Anfang meiner Untersuchungen glaubte auch ich Ähnliches zu erkennen. Bei Anwendung der BLOCHMANNschen Bindegewebsfärbung (s. Technisches) zeigte sich jedoch klar, daß das, was DROST für Nervenfasern gehalten hat, nur bindegewebige Stränge sind, die die Linse umgeben und auch zwischen deren Zellen Ausläufer entsenden (Fig. 3).

Ich kann mich sonach weder mit der Auffassung DROSTS noch mit der von RAWITZ einverstanden erklären, sondern schließe mich in allen Hauptpunkten PATTEN an, indem ich bei *Cardium edule* das Vorhandensein eines wenngleich einfach gebauten Auges behaupte, und das, was PATTEN Linse, Retina, Ganglion und Argentea nennt, ebenfalls als solche bezeichne. Nur in geringfügigen Punkten befinde ich mich mit PATTEN in Widerspruch, und diese sollen in der nun folgenden Wiedergabe meiner eignen Untersuchungen genauer besprochen werden.



Textfig. 1.
Schnitt durch die Argentea (*Ag*) von *Cardium edule* mit zwei Retinazellen (*Rz*). Vergr. etwa 700.

Das die Tentakel überziehende Epithel (Fig. 1 *Ep*) besteht aus einer Lage zylindrischer Zellen, die im allgemeinen etwa doppelt so hoch wie breit sind, und deren Kerne sich nahe dem basalen Ende befinden, vielfach dort der Zellwand direkt anliegen. Nur bei Faltenbildung der Epidermis sind sie mehr der Cuticula zugerückt. Alle Kerne der Epithelzellen enthalten Nucleoli. An der ganzen Oberfläche des Tentakels sind diese Zellen gleichartig und nicht durch anders gestaltete unterbrochen, mit Ausnahme der zwei Stellen, die schon erwähnt wurden, nämlich des Pigmentepithels und des Sinnesepithels in der Scheitelgrube (Fig. 1 *Pm* und *SE*). Die pigmentierten Zellen sind, wie sich auf dünnen Schnitten erkennen läßt, etwas schmäler und höher als die des übrigen Epithels, doch liegt ihr Kern ebenfalls am basalen Ende. Das Pigment, das selbst auf gleich dicken Schnitten nicht immer gleich intensiv ist, besteht aus zahlreichen, kleinen, braunen Körnchen, die die ganze Zelle, den Kern umgebend, ausfüllen, stets aber gegen die Cuticula zu dichter gedrängt sind, als um den Kern. Ich habe übrigens bemerkt, daß das Pigment allmählich verschwindet, wenn das Material einige Monate in Alkohol liegt, so daß hierin wohl eine Erklärung dafür

zu suchen ist, daß SHARP das Pigment bei lange aufgehobenem Alkoholmaterial nicht auffinden konnte. Noch deutlicher bemerkte ich diese Pigmentauflösung bei *Cardium muticum*, wovon später zu sprechen sein wird. Als ich in Besitz des Materials dieser Art gelangte, März 1903, befand sich dasselbe wohl schon gegen zwei Monate in Alkohol von 95%, aber trotzdem war das Pigment noch tiefschwarz. Im August jedoch bestand bei den meisten Tentakeln nur mehr ein mattgrauer Fleck, während bei vielen das frühere Vorhandensein von Pigment auch bei Anwendung einer starken Lupe kaum mehr festzustellen war. Das Pigment leistet also dem Alkohol keinen so starken Widerstand, wie meistens angenommen wird.

Die Cuticula (Fig. 2 *Cu*) ist mäßig dick, von gelbbrauner Farbe und wird über dem Pigmentepithel noch bedeutend stärker. Viel dünner ist sie über dem Sinnesepithel der Scheitelgrube, wo sie den Sinneshaaren Durchtritt läßt. — Das Sinnesepithel wird sowohl von RAWITZ als auch von PATTEN und DROST für mechanisch reizbar erachtet; obwohl ich lebendes Material nicht untersucht habe, glaube ich mich doch dieser Meinung anschließen zu können, die DROST durch seine Experimente erhärtet hat. Insbesondere hat DROST festgestellt, daß es sich hier nicht um Cilien, sondern um Sinneshaare handelt, welcher Schluß aus dem bloßen Bau der Zellen nicht sicher gezogen werden kann. Über den feineren Bau des Sinnesepithels jedoch bin ich andrer Ansicht als DROST; dieser beschreibt schmale, haartragende Sinneszellen mit sehr kleinem, rundem Kern, die von indifferenten Stützzellen umgeben sind. Bei einer Gelegenheit glaubt er auch einen Nervenfortsatz der Sinneszellen gefunden zu haben, obzwar er dies nur als Vermutung wiedergibt. — Ich habe, ebensowenig wie RAWITZ, sehen können, daß in dem Sinnesepithel zweierlei Zellen enthalten seien. DROST, der die Zellen durch Maceration und Zerzupfen isoliert hat, ist vielleicht durch die verschieden starke Schrumpfung, beziehungsweise Quellung der Zellen irregeleitet worden; auch sind die Sinneshaare lange nicht bei jedem Präparat gut erhalten, so daß man auch dadurch auf den Gedanken kommen kann, haartragende und indifferente Zellen vor sich zu haben. Ich konnte, wie gesagt, nur eine Kategorie von Zellen in dem Sinnesepithel feststellen. Allerdings ist dieses, da es in einem ungefähr kreisförmigen Fleck den Boden der Scheitelgrube bedeckt, allseitig von gewöhnlichen Epithelzellen umgeben, aber zwischen den Sinneszellen findet sich nichts, was die Ansicht DROSTS plausibel machen könnte. Die Sinneszellen, wie ich sie gesehen habe (Fig. 2 *Sz*), sind ein wenig schmäler als

die Zellen des allgemeinen Epithels; ihre Kerne sind dementsprechend kleiner, oval oder kreisrund und ebenfalls am basalen Ende der Zelle gelegen. Die proximalen zwei Drittel jeder Zelle sind von etwas dunklerem Protoplasma gebildet, als es die übrigen Epithelzellen zeigen; darüber folgt ein schmaler, im Sinne der Längsachse gestreifter Saum und in dem Restteil der Zelle ist bereits die Differenzierung in die einzelnen Sinneshaare deutlich zu sehen. Die Sinneshaare selbst haben, wo sie gut erhalten sind, eine Länge, die das Doppelte der Sinneszellen erreicht. Da diese eine Höhe von oft über 8 μ haben, ergibt sich für die Sinneshaare eine Länge von 15—18 μ; Drost gibt sie sogar mit 25—30 μ an, doch habe ich so lange Haare nicht gesehen, wie denn überhaupt bei meinem konservierten Material die Sinneshaare meist in einen körnigen Detritus zerfallen waren.

Die Zellen des Epithels zeigen an ihrer Basis einen alveolären Saum, der schwach radiärgestreift ist und der sich zwischen den gewöhnlichen Epithelzellen fast bis zur Cuticula verfolgen läßt (Fig. 2 *As*). Für die Sinneszellen trifft dies jedoch nicht zu; diese liegen dicht aneinander und der alveoläre Saum ist dort heller und dünner. Dies hängt jedenfalls mit dem sackartigen Komplex keulenförmiger Zellen (*Gz*) zusammen, der an dieser Stelle der Innenseite des Epithels anliegt und den Rawitz sowohl wie Drost als ein Ganglion für das Sinnesepithel deuten. Ich schließe mich dieser Anschauung vollkommen an, zumal ich, was Rawitz nicht gelungen ist, den betreffenden Ast des Hauptnervs deutlich bis an diese Ganglienzellen verfolgen konnte (Fig. 2). Den feineren Zusammenhang der Nervenenden mit den Ganglienzellen festzustellen, war ich leider nicht in der Lage. Ebensowenig konnte ich direkte Verbindungen zwischen den Ganglienzellen und denen des Epithels erkennen, obwohl ich manchmal zu sehen glaubte, daß ganz feine Fäserchen aus dem Ganglion durch den basalen Saum des Epithels zu den Sinneszellen gingen. Patten erwähnt dieses Ganglion nicht und setzt in seiner Zeichnung an dessen Stelle den Ansatz eines Muskelbündels, so daß es nicht ausgeschlossen erscheint, daß er die Ganglienzellen für die verbreiterten Enden des Rückziehmuskels gehalten hat. Ich konnte immer nur eine deutliche Ansatzstelle des Muskels finden, und zwar desjenigen Bündels, das auf der dem Pigmentfleck abgekehrten Seite des Nervs verläuft; dieser ist zwar in seinem proximalen Teil, also nahe dem Ursprung aus dem Mantelrand, allseitig von Muskelbündeln umgeben, aber nur eines davon, das eben erwähnte, erreicht in geschlossener Masse die Tentakel-

spitze. Dort breiten sich die Muskelzellen aus und heften sich mit den kerntragenden Enden an die Innenseite des Epithels (Fig. 1 *M*). Die übrigen Muskelpartien, deren Zellen schmale, dunkle Kerne tragen, im Gegensatz zu den runden, hellen Kernen der Ansatzstelle, verlieren sich nach der Spitze des Tentakels zu immer mehr und es bleiben nur noch einzelne Zellen übrig, die im allgemeinen die Längsrichtung des Tentakels innehalten.

Über die Linse, diesen vielumstrittenen Körper, ist nach dem bereits Erwähnten nicht mehr viel zu sagen. Sie nach DROST als ein Sehganglion zu betrachten, halte ich für ganz verfehlt und habe auch schon dargetan, daß DROST sich irrt, wenn er behauptet, die großen Linsenzellen stünden mit dem Nerv in Zusammenhang. DROST sucht seine Ansicht auch dadurch zu begründen, daß er angibt, feine Verbindungen nervöser Natur zwischen »Sehganglion« und Pigmentepithel festgestellt zu haben. Dieser Beobachtung kann ich allerdings nichts andres entgegenstellen, als die Tatsache, daß ich diese Verbindungen trotz besten Willens nicht finden konnte. Doch darf ich mich hierbei auch auf RAWITZ stützen, der ebenfalls nichts Ähnliches sah. Dagegen vermutet RAWITZ zwischen den Pigmentzellen die Ausführgänge für das giftige Sekret, das seiner Meinung nach von den in Rede stehenden großen Linsenzellen ausgeschieden wird. Da aber weder er noch ich diese Ausführgänge sehen konnten, wird es schwer halten, einen Beweis für seine Annahme zu finden. Wie schon gesagt, halte ich auch das, was RAWITZ für giftige Sekretmasse hält (die Argentea), nicht dafür, denn es handelt sich hier nicht um Ansammlungen von Tröpfchen, sondern um ein Gewebe von faserigen oder blätterigen, kernhaltigen Zellen. Wo aber kein Sekret ist, braucht man auch nicht nach sezernierenden Zellen zu suchen, und als einen Komplex von solchen faßt RAWITZ die Linse auf. Da diese auch nach der Meinung von RAWITZ kein Ganglion sein kann, andrerseits, wie ich glaube klargelegt zu haben, auch kein sekretabsondernder Körper ist, so sehe ich keinen Grund, sich der Annahme PATTENS zu verschließen, der den besprochenen Körper als Linse deutet, wobei er noch zugibt, daß er nebenbei noch eine andre Funktion haben könne; für letzteres wäre aber erst der Beweis zu erbringen.

Die durch die ganze Tentakelhöhle mehr oder minder spärlich verteilten großen, hellen Zellen (Fig. 1 *gz*), welche DROST als FLEMMINGsche Bindegewebszellen bezeichnet, sind denen der Linse an Größe, Gestalt und Aufbau so ähnlich, daß der Gedanke

naheliegt, die Linse habe sich durch Zusammentreten solcher Zellen gebildet. Da nach PATTENS Untersuchungen auch die Linse von *Pecten* mesodermaler Herkunft ist, wäre der gleiche Fall auch hier nicht sehr verwunderlich. Jedoch ist nicht ausgeschlossen, daß sowohl die einzeln verstreuten Zellen als auch die Linse auf Einwanderung von Epithelzellen zurückzuführen sind.

Proximal von der Linse liegt das ebenfalls schon erwähnte Gebilde (*Ag*), das RAWITZ und DROST als Sekretmassen auffassen. Ich finde keinerlei Anhaltspunkt dafür und teile die Meinung PATTENS, der zufolge es gleichzeitig als Argentea und Abschluß des Augenkörpers fungiert. Es setzt sich auf der dem Pigmentfleck zugekehrten Seite deutlich genug in die Bindegewebshülle fort, die die Linse umgibt und auch zwischen deren Zellen Ausläufer entsendet. Demnach könnte man es im Vergleich mit dem *Pecten*-Auge als die »Augenkapsel« CARRIÈRES auffassen, während der Ausdruck »Tapetum« als irreleitend vermieden werden sollte. Nach PATTEN umgibt die Argentea das ganze Auge kontinuierlich und gestattet dem Nerv nur durch feine Öffnungen Zutritt. Ich konnte jedoch wiederholt deutlich sehen, das an der Eintrittsstelle des Nervs das umhüllende Gewebe auf eine ganze Strecke unterbrochen ist, so daß der Nerv als einheitlicher, wenngleich schmaler Strang hindurchziehen kann.

DROST läßt die Argentea, die in seinem Sinn eine faserige Sekretmasse ist, der Linse direkt anliegen, und erwähnt zwischen diesen beiden Körpern keine weiteren Gebilde. RAWITZ dagegen hat gesehen, daß zwischen Linse und Argentea noch einiges andre liegt. Nach seiner Darstellung wird die Linse — die er für Sekretzellen erklärt — basalwärts durch ein Septum abgeschlossen und zwischen Septum und Argentea liegt eine Reihe von dunklen Kernen. »Die Zellen dieser Partie sind in ihrer Gestalt nicht genau zu erkennen, weil die gegenseitigen Konturen nicht zu sehen sind. Die Kerne liegen der Lamelle (dem Septum) dicht an und bilden eine Reihe; sie sind kleiner und intensiver gefärbt, als die der vorigen Partie« (der Linse). Doch bezeichnet RAWITZ sowohl das Septum, als auch das ganze umhüllende Bindegewebe als zufällige Erscheinungen, die ebenso oft fehlen können, als sie vorhanden sind; dies ist insofern richtig, als besonders der basale Abschluß der Linse schärfer oder undeutlicher ausgeprägt sein kann. Über die Bedeutung der erwähnten Kerne äußert RAWITZ keine Meinung. Nach ihrer Lage zu schließen, müssen es die Kerne des Sehganglions (*Sg*) sein, das allerdings der

proximalen Grenze der Linse dicht anliegt. Darunter, also zwischen Ganglion und Argentea, liegt die sehr einfach gebaute Retina (Fig. 1 *Rz*). Sie besteht aus einer geringen Anzahl — 20—30 — relativ großer Zellen, die scheinbar ohne regelmäßige Anordnung nebeneinander stehen, jedoch einander nicht anliegend, sondern durch eine kernlose Zwischensubstanz getrennt. Ihre Längsachse liegt ungefähr parallel zu der Hauptachse des Tentakels; die Kerne, in denen sich ein Nucleolus erkennen läßt, sind groß, füllen das distale Ende der Zellen nahezu oder vollständig aus und färben sich stets ziemlich schwach. Die Verbreiterung am oberen Ende der Zellen, die Patten in seiner Zeichnung (loc. cit. Taf. 31, Fig. 112) angibt, konnte ich nur in wenigen Fällen feststellen, doch kann man wohl annehmen, daß dies ihre natürliche Gestalt sei. Die Retinazellen scheinen überhaupt — und dies ist eine Hauptschwierigkeit bei der Untersuchung — sehr schwer konservierbar zu sein. Die oben geschilderten Verhältnisse konnte ich ganz deutlich nur bei einigen Tentakeln erkennen, die aber von verschiedenen Exemplaren, teils aus Bergen, teils aus Neapel, stammten. Oft waren die Zellgrenzen undeutlich, manchmal auch nur die Kerne zu unterscheiden; diese aber waren regelmäßig zu sehen und so kann ich schwer verstehen, daß Drost über alles, was zwischen Linse und Argentea liegt, stillschweigend hinweggehen konnte.

Die schmalen, dunklen Ganglienzellen sind nach Patten so angeordnet, daß je eine von ihnen vor jeder Retinazelle liegt, so daß ihre Achse auf der der Retinazelle senkrecht steht. Diese Orientierung der Kerne konnte ich auch feststellen (Fig. 1 *Sg*), doch schien mir, als ob eine spezielle Zugehörigkeit jedes Kernes zu einer Retinazelle nicht zu beobachten sei. Nervenfibrillen, Stäbchen und direkten Zusammenhang der Retinazellen mit dem Ganglion konnte ich ebensowenig sehen, wie Patten.

Fasse ich alles bisher Gesagte noch einmal kurz zusammen, so ergibt sich, daß meiner Meinung nach *Cardium edule* an einer großen Anzahl seiner Siphonaltentakel einfach gebaute, aber als solche wohl erkennbare Augen besitzt, in denen sich Pigmentepithel, Linse, Sehganglion, Retina und ein abschließendes Gewebe unterscheiden lassen, welch letzteres man beliebig als Argentea oder Augenkapsel bezeichnen kann. Außerdem findet sich nicht nur an den augentragenden, sondern auch an vielen der übrigen Tentakel ein langhaariges Sinnesepithel mit zugehörigem Ganglion in einer Grube an der Spitze des Tentakels. Der Stammnerv des Tentakels entsendet je einen Ast in das Auge und nach dem Ganglion des Sinnesepithels. Was

den einfachen Bau der Retina betrifft, so möchte ich nicht wie Rawitz über die phylogenetischen Bemerkungen Pattens mit Geringschätzung hinweggehen. Pattens Annahme, daß die Augen von *Cardium edule* früher höher entwickelt, jetzt aber degeneriert seien, ist zwar nicht bewiesen, sie erscheint aber andrerseits nicht ganz unwahrscheinlich, und vielleicht würde eine Untersuchung der ontogenetischen Entwicklung des Organs zu einer Lösung der Frage in diesem Sinne führen. Jedenfalls scheinen mir die Resultate Pattens, die ich ja in allen wesentlichen Punkten zu bestätigen in der Lage war, die am besten fundierten zu sein, die bisher aus den Untersuchungen an *Cardium edule* hervorgegangen sind.

Cardium paucicostatum Sowerby und C. oblongum Chénu (Figg. 4—5).

Diese beiden Species sollen gemeinsam besprochen werden, da sie in keinem wichtigen Merkmal voneinander abweichen und ich einen typischen Unterschied, soweit die Ausbildung der Organe an den Tentakelspitzen in Frage kommt, nicht finden konnte. Lichtempfindliche Organe besitzt keine der beiden Species. Die Zahl der Tentakel ist hier viel größer, als bei *Cardium edule*, und die Tentakel sind auch länger und dicker, wie dort. Eine Verschiedenheit liegt in dem Prozentsatz der sinnesorgantragenden Tentakel; dieser ist bei *Cardium paucicostatum* etwa die Hälfte, bei *Cardium oblongum* vielleicht ein Drittel aller Tentakel.

Nagel (12) hat bei *Cardium oblongum* »rätselhafte Organe« beschrieben, die jedenfalls mit den von mir studierten identisch sind. Wenn er den feineren Bau nicht erkennen konnte, so ist der Grund dafür wahrscheinlich darin zu suchen, daß er nur einfach in Alkohol fixiertes Material untersuchte. Auch ich war im Anfang meiner Untersuchung wenig vom Glück begünstigt; das erste Dutzend Tentakel zeigte nicht die Spur eines Sinnesorgans, so daß ich *Cardium oblongum* schon als für mich unwichtig beiseite stellen wollte. Später jedoch begünstigte mich der Zufall mehr und ich fand an einer ganzen Anzahl das zu besprechende Organ, so daß ich nicht fehlzugehen glaube, wenn ich, wie oben, das Verhältnis der organtragenden Tentakel zu den leeren wie eins zu zwei angebe. Einen Unterschied in der Verteilung auf die beiden Siphonen konnte ich bei *Cardium oblongum* ebensowenig finden, wie bei *Cardium paucicostatum*. Rawitz (9) hat außer *Cardium edule* auch *Cardium oblongum* und *Cardium tuberculatum* untersucht und bei beiden das Vorhandensein von Sinnesorganen an den Tentakeln in Abrede gestellt. Für die letztere Species

stimmt dies mit meiner Beobachtung, bei *Cardium oblongum* jedoch scheint es RAWITZ ebenso gegangen zu sein, wie anfangs mir. Es ist aber nicht unmöglich, daß die Zahl der Organe bei verschiedenen Individuen stark schwankt und vielleicht sogar auf Null heruntergehen kann, sonst hätte RAWITZ das Organ wohl sicher gefunden.

Über *Cardium paucicostatum* habe ich in der mir zur Verfügung stehenden Literatur nichts gefunden.

Abgesehen von ihrer größeren Zahl, Länge und Dicke unterscheiden sich die Tentakel von *Cardium paucicostatum* und *Cardium oblongum* durch den durchgängigen Mangel an Pigment von denen des *Cardium edule*. Die Einstülpung an der Spitze, die nach dem Grad der Kontraktion verschieden tief sein kann, liegt nicht seitlich, sondern zentral, so daß, da an der tiefsten Stelle das Epithel bedeutend verdickt ist, ein sekundärer Hügel entsteht (Fig. 4). Die Zellen dieser Partie sind dicker und bis achtmal so hoch wie die des übrigen Epithels, das nach außen von einer mäßig dicken Cuticula, nach innen von einem scharf unterscheidbaren basalen Saum abgegrenzt ist. Die bindegewebige Füllung der Tentakel ist sehr spärlich, die Hohlräume zwischen der Wand und dem von Muskelbündeln umgebenen Nerv sind sehr groß und nur von einigen transversalen Bindegewebssträngen durchsetzt, was besonders auf Querschnitten deutlich zu sehen ist. Neben dem faserigen Bindegewebe finden sich ziemlich viele einzelne, große Zellen (*Bgz*), die den bei *Cardium edule* vorkommenden sehr ähnlich sind. Ihre Kerne enthalten Nucleoli und sind von einer hellen Zone umgeben, während die Peripherie dunkleres, körniges Plasma aufweist. Durch einen scheinbaren Zusammenhang einer dieser Bindegewebszellen mit dem Stammnerv, den man auf einem meiner Schnitte wahrnehmen konnte, geriet meine bisherige Meinung über die relative Bedeutungslosigkeit jener Zellen etwas ins Wanken; doch blieb der Fall trotz eifrigen Suchens vereinzelt, so daß ich nicht glaube, ihm besondere Wichtigkeit beimessen zu können. Sonst lagen die großen Bindegewebszellen stets isoliert in der Tentakelhöhle, ohne mit andern Gewebsteilen in Berührung zu treten. Der starke Stammnerv teilt sich schon in ziemlicher Entfernung von der Spitze in ein becherförmiges Astwerk. Daß dies der Fall ist, erhellt aus der Tatsache, daß man auf beliebig gerichteten, axialen Längsschnitten durch die Tentakel stets das Bild der Fig. 4 erhält, während man auf seitlichen Schnitten die Becherwand von der Fläche getroffen wahrnimmt. An der Teilungsstelle des Nervs gehen auch die Muskelbündel ausein-

ander, nachdem sie sich zuvor gekreuzt haben, so daß sie nach den ihrer ursprünglichen Lage entgegengesetzten Seiten des Grubenbodens verlaufen, wo sie sich mit ihren verdickten, kerntragenden Enden an die Basis der Epidermis anheften (Fig. 4 *M*).

Den Hügel in der Mitte der Grube umgeben zwei eng aneinanderliegende, konzentrische Reihen von Sinneszellen (*Sz*), und unter diesen ein Ring von großen keulenförmigen Zellen. Der mediane Längsschnitt gibt diesen letzteren natürlich als zwei säckchenartige Gebilde wieder (Fig. 4 *Gz*). Die Zellen dieser Säckchen erinnern in Lage und Form sehr an das bei *Cardium edule* beschriebene Ganglion des Sinnesepithels, und da ich auch bei *Cardium paucicostatum* und *Cardium oblongum* den Nerv wiederholt bis zu diesen Zellen verfolgen konnte, wird man schwerlich fehlgehen, wenn man von einem ringförmigen Ganglion spricht (Fig. 5 *G*). Die Sinneszellen (Fig. 5 *Sz*) sind dicker, aber nicht so hoch, wie die nächstgelegenen Zellen des Epithels, haben einen bedeutend größeren Kern, der einen Nucleolus enthält, ebenso wie die Epithelzellen, sich aber dunkler färbt als die Kerne bei diesen. Auch das Plasma der Sinneszellen färbt sich tiefer. In dem Zwischenraum zwischen den Sinneszellen (*Stl*) konnte ich niemals Kerne finden; es scheint demnach, daß es sich um eine vielleicht von den Sinneszellen ausgeschiedene stützende Lamelle handelt, die ringförmig die beiden konzentrischen Reihen von Sinneszellen trennt. Der distale Teil der Zellen zeigt einen feingestreiften Saum, ein Zeichen, daß auch hier die Differenzierung in die einzelnen Sinneshaare bereits im Inneren der Zelle beginnt. Die Haare selbst sind lang und dicht und scheinen ebenso steif zu sein, wie bei *Cardium edule*, obgleich sie etwas wellig gebogen sind. An den der Stützlamelle (Fig. 5 *Stl*) zugekehrten Seiten enthalten die Sinneszellen ein trompetenförmiges Gebilde, das wie eine Fortsetzung der Sinneshaare in das Innere der Zelle erscheint. Es ist längsgestreift und verjüngt sich dem proximalen Ende zu. Hier setzt es sich in einen feinen, mehrfach gekrümmten Strang fort, der die basale Begrenzung des Epithels durchbricht und sich zwischen den keulenförmigen Zellen des Ganglions verliert (Fig. 5 *f*). Er läßt sich aber nicht bis nach dem Nerv verfolgen, der an die verdickten Enden der Ganglienzellen herantritt. Auch fehlen hier die feinen Verbindungen zwischen den Ganglien- und Sinneszellen, die bei *Cardium edule* angedeutet sind, so daß jedenfalls in dem Fortsatz *f* die reizleitende Bahn von den Sinneszellen nach dem Ganglion liegt. Anfangs war ich der Meinung, daß auf jedem Bild zwei Ganglienzellen sich direkt mit

den Sinneszellen in Verbindung setzen, bis ich wiederholt deutlich sehen konnte, daß es ein Fortsatz der Sinneszellen ist, der sich zwischen die Ganglienzellen erstreckt und dort vermutlich in ganz feine Ästchen auflöst. Für den Nerv, dessen feineren Zusammenhang mit den Ganglienzellen ich nicht erkennen konnte, gilt jedenfalls dasselbe. Vielleicht sogar treten die feinsten Nervenenden mit den Fortsätzen der Sinneszellen direkt in Berührung, doch ist dies eine Vermutung, für die ich keinerlei greifbare Unterlage habe.

Der innere Bau der hier besprochenen Sinneszellen erinnert so sehr an den von Flimmerzellen, daß man versucht sein kann, die Haare an ihnen nicht als Sinneshaare, sondern als Cilien aufzufassen. Da aber keiner der Autoren, die lebendes Material untersucht haben, eine Wimperbewegung erwähnt, sondern, wie z. B. PATTEN, die Haare als »tufts of stiff sense hairs« bezeichnet, muß man wohl von der Meinung zurückkommen, daß es sich hier um Flimmerzellen handeln könne.

Über die Art von Reizen, welche die Flimmerzellen vermitteln, kann ich eine bestimmte Meinung nicht äußern. Im allgemeinen schreibt man ja solchen Zellen eine Empfindlichkeit gegen mechanische Reize zu, doch werden sie auch als chemisch reizbar aufgefaßt. Die Stoßempfindlichkeit hätte wenig Vorteil, da ja auch die organlosen Tentakel gegen Berührung sehr empfindlich sind. Eher scheint es mir die Aufgabe dieser Zellen zu sein, das umgebende Wasser auf seine chemische Beschaffenheit zu prüfen. Daß sich die Sinneszellen nicht bloß an den Tentakeln um den Einströmungssipho gebildet haben, der dabei zunächst interessirt ist, sondern auch um den Analsipho, bildet kein Hindernis für diese Annahme.

Cardium tuberculatum L. und Cardium rusticum L.

Wie schon bei der Besprechung der beiden Species *Cardium paucicostatum* und *Cardium oblongum* erwähnt wurde, hat RAWITZ bei *Cardium tuberculatum* keinerlei Sinnesorgan finden können. Auch mir ist es nicht gelungen, andres zu finden, als die einstülpbare Grube an der Tentakelspitze, den Stammnerv, der sich aber nach der Spitze zu verliert, ohne an Sinneszellen heranzutreten, und endlich die Retractormuskeln nebst dem ausfüllenden Bindegewebe. Dasselbe gilt für *Cardium rusticum.* Somit könnten wir die beiden Species als für unsre Untersuchungen gänzlich unwichtig beiseite stellen, wenn nicht PATTEN eine, wie mir scheint, haltlose Ansicht über *Cardium tuberculatum* ausgesprochen hätte (loc. cit. S. 613).

PATTEN hat bei *Cardium tuberculatum* experimentell bedeutende

Lichtempfindlichkeit feststellen können und glaubte auch in einer Doppelreihe von Zellen, die die ganze Länge des Tentakels durchzieht und sich oben kugelig abrundet, den Sitz der Reizaufnahme vermuten zu dürfen. Doch habe ich absolut nichts entdeckt, was diese Meinung rechtfertigen könnte, und die »two rows of ova-like, closely packed cells« nur als regellosen Haufen von Bindegewebszellen gesehen ohne irgendwelche Differenzierung. Auch fehlt bei *Cardium tuberculatum* Pigment gänzlich, und dieses wäre doch im allgemeinen ein wichtiges Erfordernis, wenn man von einem lichtempfindlichen Organ sprechen wollte, einerlei, ob im Sinne Drosts oder Pattens. Durch meine Erfahrungen bei *Cardium oblongum* vorsichtig gemacht, ging ich bei *Cardium tuberculatum* möglichst genau zu Werke. Aber trotzdem ich die reichbesetzten Siphonen meiner *Tuberculatum*- und *Rusticum*-Exemplare in Stoppelfelder verwandelte, konnte ich keine Spur eines Sinnesorgans finden; und so vermag ich denn nur die Meinung auszusprechen, daß *Cardium rusticum* und *Cardium tuberculatum* an ihren Tentakeln nichts besitzen, was auf den Namen eines Sinnesorgans auch nur einigen Anspruch machen könnte.

Cardium muticum Reeve (Figg. 6—10).

Wenn wir fanden, daß die Mehrzahl der bisher besprochenen Species von *Cardium* gar keine Sinnesorgane an ihren Tentakeln besitzen, oder doch nur einfach angeordnete Haarsinneszellen, und daß einzig *Cardium edule* ein einfaches Sehorgan entwickelt, — so einfach, daß viele Forscher es als solches nicht einmal anerkennen, — so überrascht es in hohem Grad, einen Vertreter desselben Genus zu finden, dem ein hochentwickeltes Auge, sogar eine ganze Menge von solchen, zukommt, die nicht nur von den Augen bei *Cardium edule* in einigen wichtigen Punkten abweichen, sondern auch eine Höhe der Ausbildung erreicht haben, wie sie nur von wenigen Muscheln übertroffen wird. Herr K. Kishinouye in Tokyo, der diese Augen zuerst beschrieben hat (10), und dem ich auch das von mir untersuchte Material verdanke, hat damit ein interessantes Kapitel angeschlagen, besonders in stammesgeschichtlicher Hinsicht. Wenn man den gleichen Fall bei hochstehenden Tieren anträfe, wenn zum Beispiel alle Angehörigen des Genus *Felis* blind wären, d. h. überhaupt keine Augen hätten, und man dann beim Jaguar ein sehr einfaches und beim Tiger ein davon recht verschiedenes und dazu höher entwickeltes Auge entdeckte, so würde dieser Fall entschieden in den weitesten

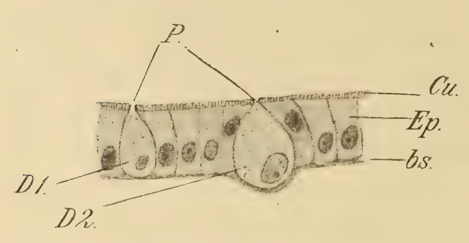
Kreisen großes Aufsehen erregen. Die Annahme wäre naheliegend, daß ursprünglich alle Katzen Augen gehabt und daß diese nur beim Tiger sich erhalten hätten, dagegen beim Jaguar sehr und bei allen übrigen ganz rückgebildet worden wären. PATTEN hat, ohne von KISHINOUYES Entdeckung zu wissen, von den Augen von *Cardium edule* behauptet, sie müßten rudimentär sein, und wenn auch seine wissenschaftlichen Gegner diese Idee belächelten, so scheint sie mir doch nicht so ganz aus der Luft gegriffen zu sein.

KISHINOUYE hat die ontogenetische Entwicklung der Augen bei *Cardium muticum* beschrieben und wenn man denselben Vorgang auch bei *Cardium edule* untersuchen würde, könnte man vielleicht interessante phylogenetische Parallelen ziehen. Leider teilt KISHINOUYES Veröffentlichung das Schicksal der meisten Erstuntersuchungen, nämlich, daß sie, befriedigt von dem vielen Neuentdeckten, zu wenig ins Detail geht und auch manchen Irrtum enthält, der für denjenigen leicht erkennbar ist, der auf dem bereits Bekannten fußend, weiter forscht. So bin ich Herrn KISHINOUYE sehr zu Dank verpflichtet, daß seine Liebenswürdigkeit mich in die Lage versetzt hat, seine grundlegenden Untersuchungen weiter auszudehnen, sie im wesentlichen zu bestätigen und manchmal sogar zu berichtigen.

Cardium muticum gehört zu den größten Vertretern des Genus *Cardium* und demzufolge ist auch die Siphonalpartie sehr groß; der Branchialsipho ist der geräumigere von beiden und seine Öffnung hat über 1 cm im Durchmesser. Die Zahl der Tentakel beträgt etwa 200; sie stehen in dichten, unregelmäßigen Reihen um die Siphonalöffnungen und füllen auch den Raum zwischen beiden aus. Die den Öffnungen zunächst stehenden Tentakel erreichen nicht einmal die Länge von 1 mm und sind dünne Fädchen, die überall gleich dick sind; sie tragen keine Augen; diese sind vielmehr nur auf den von den Siphonen weiter entfernten Tentakeln zu finden, die proportional zur Entfernung an Länge zunehmen; sie können 7—8 mm erreichen, haben an der Basis eine Dicke von 1—$1^1/_2$ mm und verjüngen sich nach der Spitze zu rasch. Die Augen sind in ihrer völlig pigmentlosen Umgebung auch mit freiem Auge leicht als pechschwarze Pünktchen von 150—300 μ Durchmesser zu erkennen. Sie liegen ebenso wie bei *Cardium edule* auf der dem Sipho zugekehrten Seite. Bei Erwähnung dieser Tatsache bezieht sich KISHINOUYE auf PATTEN, nach dessen Angaben ja die Augen von *Cardium edule* »on the side away from the siphonal openings« liegen sollen. Doch beziehen sich die Worte »on the shell side of the

mantle«, mit denen PATTEN dort zitiert wird, gar nicht auf die Tentakel. Die betreffende Stelle lautet bei PATTEN (S. 610): »The remaining portion of the-mantle is pigmentless, with the exception of a narrow band on the shell side of the mantle.« Gemeint ist also die der Schale anliegende Seite des Mantelrandes, nicht aber die Tentakel. Bei der Besprechung von *Cardium edule* habe ich schon dargetan, daß PATTEN die Lage der Augen unrichtig angibt; sie liegen, wie außer mir auch DROST und RAWITZ feststellten, auf der dem Sipho zugekehrten Seite, und so ist es auch bei *Cardium muticum*. Die Augen füllen die Spitze des Tentakels nicht aus Fig. 6), sondern lassen auf der dem Sipho abgewendeten Seite Raum für eine Grube, in der ein Haarsinnesorgan liegt, sowie weiterhin für eine vorgestülpte Spitze, die bei starker Kontraktion sich wie eine Kappe schützend über das Auge legt, in gestrecktem Zustand dagegen die in Fig. 6 dargestellte Form hat (Fig. 6 *S*). Von oben gesehen erscheint das Pigment als Ring, der eine kreisförmige »Pupille« von 20—40 μ Durchmesser freiläßt.

Die Epidermis ist eine einschichtige Lage von Zylinderzellen, mit mäßig dicker Cuticula und deutlichem basalen Saum. Ihre gleichmäßige Anordnung wird durch eine große Anzahl von Hautdrüsen unterbrochen, unter denen sich zwei Typen unterscheiden lassen (siehe Textfigur 2). Erstens solche Drüsen, die, ohne die Epidermis nach oben oder unten zu überragen, in ziemlich regelmäßigen Abständen zwischen den Epithelzellen liegen; sie sind deutlich abgegrenzte, birnförmige Bläschen, die die Epidermiszellen an Dicke übertreffen und neben ihrem körnigen Inhalt einen kleineren Kern aufweisen. Zweitens die weit selteneren und größeren, die in das Epithel eingesenkt sind und an ihrer Basis einen großen, blasser gefärbten Kern mit Nucleolus enthalten (vgl. auch Fig. 6 *D* und D_1). Austrittsstellen durch die Cuticula sind bei beiden Kategorien deutlich zu sehen. Außer durch diese Drüsen, deren Funktion ich bei meinem konservierten Material natürlich nicht feststellen konnte, erleidet das Gleichmaß der Epidermiszellen noch durch das nachher zu besprechende Haarsinnesorgan in der Scheitelgrube eine Störung



Textfig. 2.
Schnitt durch die Tentakelepidermis von *Cardium muticum*. Vergr. etwa 1000. *Cu*, Cuticula; *Ep*, Epidermis; *bs*, basaler Saum; *D1* u. *D2*, Drüsenzellen; *P*, Austrittsporen derselben.

und endlich vor der Pupille selbst, wo die Zellen sehr dünn und flach werden und so eine Art von Cornea bilden (Fig. 6 *Sz* u. *C*).

Der starke, von Längsmuskeln begleitete Stammnerv (N) verläuft etwas außerhalb der Tentakelachse auf der vom Sipho abgewendeten Seite. Kurz bevor er den Augenkörper berührt, gabelt er sich; der eine Ast innerviert das Auge, der andre geht nach dem Organ in der Scheitelgrube (Fig. 6 N, N_1, N_2). Über den weiteren Verlauf dieser Nervenäste wird später zu sprechen sein.

Im Gegensatz zu *Cardium edule* gehört das Pigment (Fig. 6 *Pm*) bei *Cardium muticum* nicht der Epidermis an, sondern bildet eine innere, wie Kishinouye richtig angibt, urnenförmige Umhüllung um den ganzen Augenkörper, mit Ausnahme der kreisförmigen Pupille und der einen Stelle an der Basis, wo der Nerv eintritt. Kishinouye beschreibt noch eine zweite Eintrittsstelle des Nervs auf der anti-siphonalen Seite etwa in halber Höhe der Pigmentkapsel. Diese Stelle konnte ich jedoch trotz sorgsamen Suchens an Hunderten von Schnitten niemals finden. Da Kishinouye das Organ in der Scheitelgrube nicht erwähnt, hat er auch vielleicht aus der Gabelung des Nervs in zwei Äste und aus einer bei der Konservierung gelegentlich entstandenen Lücke im Pigment geschlossen, daß dort der Nerv durchtreten müsse. Er braucht diesen Nervenast auch, um die Innervierung der Retina zu erklären; da ich aber gefunden habe, daß das Auge vollkommen vom Nervenast N_1 (Fig. 6) versorgt wird, ist dies ein weiterer Grund zur Annahme, daß Kishinouye sich geirrt haben muß. Wo die Pigmenthülle gut erhalten ist, und dies war fast stets der Fall, bildet sie eine kontinuierliche Lage von großen Zellen, die mitunter ein bischen übereinandergeschoben sind, im allgemeinen jedoch eine einfache Schicht bilden. An dem Saum um die Pupille — diesen Ausdruck wähle ich der Einfachheit halber — liegen mehrere Zellen übereinander und bilden so einen verdickten Rand der Urne. An der Siphonalseite ist die Pigmentkapsel durch eine bindegewebige Lage von der Epidermis getrennt. Diese Lage setzt sich auch unter die Cornea sehr dünn fort und geht dann wieder in die faserige, kernführende Bindesubstanz über, die die Innenwand des Tentakels auskleidet und seinen Hohlraum in zahlreichen transversalen Strängen durchsetzt. Die großen Flemmingschen Bindegewebszellen, wie sie bei den andern Species zu finden sind, fehlen hier gänzlich.

Schon bei der Besprechung von *Cardium edule* erwähnte ich, daß das Pigment von *Cardium muticum* dem Alkohol nicht standhält, sondern nach einigen Monaten ganz verschwindet. Bei frisch konservierten

Exemplaren ist es sehr dicht und tief schwarzbraun, so daß die einzelnen Zellen und deren Kerne nur bei sehr dünnen oder künstlich gebleichten Schnitten zu erkennen sind.

An der Innenseite der Pigmentkapsel, dieser direkt anliegend, findet sich eine körnig-faserige Lage, die KISHINOUYE als Tapetum bezeichnet. Dieser Ausdruck scheint mir für das vorliegende Gebilde nicht angebracht, doch will ich ihn vorläufig beibehalten. KISHINOUYE schreibt darüber: »It consists of many thin, shining layers, stained deeply and homogeneously by colouring solutions. I cannot find any sign of cellular structure, though according to PATTEN the likenamed part of *Pecten* and *Cardium edule* is said to have been produced from cell layers.« Allein schon der Lage nach entspricht das Tapetum von *Cardium muticum* dem von *Pecten* gar nicht, denn letzteres liegt direkt zwischen der basalen Pigmentzellenschicht und der Stäbchenzone der Retina, während das Tapetum von *Cardium muticum* außerhalb des zusammenhängenden Komplexes liegt, der den genannten Teilen des *Pecten*-Auges homolog ist. Außerdem ist KISHINOUYE im Irrtum, wenn er angibt, das Tapetum zeige keine Spur von zelliger Struktur. Ich habe darin auf mehreren Schnitten sehr deutliche, länglich gestreckte Kerne gefunden, mitunter sogar drei bis vier auf einem einzigen Schnitt (Fig. 6 *Tpt*). Das Tapetum von *Pecten* ist nach HESSE »als eine einzige, große, napfförmige Zelle zu deuten, in deren Boden der Kern liegt« ... Wenn dies richtig ist, — und ich habe keinen Anlaß daran zu zweifeln — so kann schon aus diesem Grund das *Pecten*-Tapetum mit dem von *Cardium muticum* nicht wohl homolog sein, abgesehen von der verschiedenen Lage.

Wenn man an der Auslegung BÜTSCHLIS[1] festhält, nämlich, daß bei *Pecten* die Retina und ihre Stäbchenzone die vordere, das basale Pigmentepithel dagegen die hintere Wand einer eingestülpten Epidermisblase (Augenblase) sei, so wird KISHINOUYES Irrtum bald klar, denn, wie er gefunden hat, setzt sich die Retina von *Cardium muticum* direkt in eine andre Zellenlage fort, die KISHINOUYE im Vergleich mit dem Wirbeltierauge »Chorioid« genannt hat. Ich fand sie (Fig. 6 *Ch*) ebenfalls in kontinuierlichem Zusammenhang mit dem Rand der Retina. Somit haben wir auch bei *Cardium muticum* eine Blase, wie bei *Pecten*, das Tapetum aber müßte dann nach Analogie im Innern dieser Blase liegen; dieses ist aber durchaus nicht der Fall. In seiner Darstellung der Entwicklung des *Muticum*-Auges sagt KISHINOUYE:

[1] O. BÜTSCHLI, Notiz zur Morphologie des Muschelauges. Heidelberg, Festschrift des naturhist.-mediz. Vereins. 1886.

»late in development the retinal portion is divided in two layers, the retina proper and the chorioid«. Damit ist gesagt, was auch aus dem übrigen Text hervorgeht, daß »the retinal portion« sich erst sekundär in »retina proper« und »Chorioid« spaltet, anstatt, daß in der primären Blase Vorder- und Hinterwand sich aufeinander legen. KISHINOUYE läßt die Retina nebst Chorioid auch nicht im Sinne BÜTSCHLIS entstehen; vielmehr tritt nach ihm zunächst eine massive, kugelige Verdickung des Epithels an der Spitze des Tentakels auf. Im Innern dieser Verdickung sondert sich eine solide, kugelige Masse von Zellen als Linse ab, wogegen der äußere, blasenartige Rest der ursprünglichen Verdickung, soweit er mit dem äußeren Epithel der Tentakelspitze zusammenhängt, zur Cornea wird, dagegen in seinem proximal der Linse gelegenen Teil zur »retinal portion«. Diese »retinal portion« differenziert sich dann in die eigentliche Retina und das Chorioid (vgl. d. Abb. loc. cit. Taf. IX).

Wenn dies der Fall wäre, so wäre es durchaus nicht nötig, daß Retina und Chorioid an den Rändern zusammenhängen. Überdies habe ich an mehreren Präparaten zwischen Retina und Chorioid einen deutlichen Hohlraum gefunden, und obwohl ich nicht ein einziges Entwicklungsstadium eines *Muticum*-Auges gesehen habe, ist das Bild der zusammengedrückten Blase so klar, daß ich keinen Augenblick an ihrer Entstehung, so wie BÜTSCHLI es vermutet, zweifeln kann. Für gewöhnlich bildet sich die Cornea doch durch Wiederzusammenschluß des Epithels nach Abschnürung der eingestülpten Augenblase; besonders deutlich ist dies bei den Augen der Gastropoden und Cephalopoden gezeigt worden. Von diesem Entwicklungsgang würde nach KISHINOUYE die Bildung der *Muticum*-Augen stark abweichen; dasselbe gilt für die Bildung der Linse, welche nach PATTEN bei *Pecten* mesodermaler Herkunft sein soll, bei *Cardium muticum* dagegen, wie KISHINOUYE angibt, ektodermalen Ursprungs ist.

Im Tapetum konnte KISHINOUYE, wie schon gesagt, weder Kerne noch überhaupt zellige Struktur erkennen; er vermutet, daß es von den Zellen abgeschieden wird, die das Chorioid, also die Hinterwand der Augenblase, zusammensetzen. Mit der Bezeichnung »Chorioid« kann ich mich nicht befreunden; sie ist dem Wirbeltierauge entlehnt und führt leicht irre, da ja dort die Entstehungsverhältnisse der Augenblase ganz andre sind. Aber um Mißverständnisse zu vermeiden, will ich mich einstweilen der Nomenklatur KISHINOUYES anschließen. Gegen die Auffassung des Tapetums als Sekretmasse spricht außer der Anwesenheit von Kernen der Umstand, daß Chorioid

und Tapetum durch die die Retina innervierenden Nervenäste getrennt sind, auf die ich noch zu sprechen komme. Ich halte das Tapetum für eine bindegewebige Schicht, die ohne wichtige Funktion, außer vielleicht einer strahlenreflektierenden, die Hinterwand des Auges überkleidet und an die sich dann erst die Pigmenthülle anlegt, die ja, wie KISHINOUYE gezeigt hat, aus der umgebenden Bindesubstanz des Tentakels zusammenrückt. Ein Tapetum, wie bei *Pecten* und *Spondylus*, ist im Auge von *Cardium muticum* nicht vorhanden. Einen passenderen Namen für diese basale Gewebsschicht zu finden, muß ich demjenigen überlassen, der ihre Funktion erklärt, was mir bei meinem konservierten Material nicht möglich war.

Bevor ich mich der Retina und dem Chorioid zuwende, will ich vorerst die Linse und den Glaskörper besprechen (Fig. 6 *L* u. *GK*). KISHINOUYE erwähnt von beiden Gebilden nur die Linse. Sie hat die Gestalt eines in dem Äquator eingeschnürten Ellipsoids, dessen Achse parallel zu der des Tentakels liegt. Die mittlere Einschnürung wird von dem verdickten Randwulst des Pigmentbechers umfaßt, der nach vorn zu noch zwei, auf Schnitten fingerförmige Fortsätze entsendet, die die Linse weiterhin umkleiden und nur die kleine, kreisförmige Pupille freilassen. Vielleicht kommt diesem Fortsatz die Funktion einer einfachen Iris zu, indem sich das Pigment mehr oder weniger über die Linse schieben kann. Doch konnte ich keine diesbezüglichen Muskeln entdecken, ebenso wie mir jeder Apparat zur Akkommodation der Linse zu fehlen scheint. Wenn jedoch der Rand des Pigmentbechers kontraktil wäre, könnte durch dessen Verengerung auch die Linse in die Länge gedrückt werden; dadurch würde sie vermutlich auf näherliegende Gegenstände eingestellt, und selbst wenn gleichzeitig die Pupille kleiner wird, würde dies kein Widerspruch sein, da ja durch das Längerwerden der Linse ihr Querschnitt an Fläche abnimmt. In der Tat habe ich auf verschiedenen Präparaten die Linse bald länger, bald kürzer und dicker im Verhältnis zu den übrigen Teilen des Auges angetroffen und dementsprechend auch den Pigmentring enger, beziehungsweise weiter. Da HESSE (l. c. S. 396 ff.) beim *Pecten*-Auge eine Einrichtung zur Gestaltveränderung der Linse beschrieben hat, wäre der Fall nicht weiter sehr verwunderlich.

Die Linse ist auf ihrer ganzen Oberfläche von einer Hülle überzogen (*Ak*), die sie vom Glaskörper trennt. An der Stelle, wo sie durch den Pigmentwulst eingeschnürt wird, zerlegt diese Hülle sich in zwei Lagen, deren eine den basalen Teil der Linse umkleidet, während die andre zwischen Glaskörper und Pigmentschicht weiterläuft.

Vermutlich umgibt sie auch den Glaskörper gegen die Retina zu, aber dies konnte ich nie sicher feststellen. Auch zwischen Linse und Glaskörper ist die Scheidewand sehr dünn und ich konnte sie nur bei Anwendung der BLOCHMANNschen Färbung (s. Technisches) ganz verfolgen, während sie an der Teilungsstelle ziemlich dick und auch bei einfachen Färbungen kenntlich ist. Anfangs glaubte ich, diese Hülle um Linse und Glaskörper setze sich an der Innenwand der Pigmentschicht kontinuierlich in das Tapetum fort, und ich dachte schon, daß ich eine Augenkapsel wie im *Pecten*-Auge gefunden hätte. Doch färben sich sowohl mit Boraxkarmin-Osmium, als beim Verfahren nach BLOCHMANN, die Hülle und das Tapetum ganz verschieden, so daß sie unmöglich einheitlicher Natur sein können. Immerhin entspricht der Überzug der Linse einigermaßen dem, was PATTEN als »Pseudocornea«, HESSE als »Corneabindegewebe« und CARRIÈRE als »Augenkapsel« bei *Pecten* beschrieben, und ich gebe ihm den letzteren Namen (Fig. 6 *Ak*). Vielleicht setzt sich der andre Teil, den ich nie weiter als zwischen Glaskörper und Pigment hinein verfolgen konnte, als ganz dünne Schicht über die ganze Innenwand des Pigmentbechers fort, oder aber dringt zwischen dessen Zellen ein; mit dem Tapetum aber hängt er sicher nicht zusammen.

Die Zellen der Linse sind groß und flach, vollkommen farblos und durchsichtig, ebenso wie ihre Kerne, die an der Peripherie liegen. Auf axialen Sagittalschnitten erscheinen sie in zwei Längsreihen angeordnet, die verdickten, kerntragenden Enden nach außen, die verjüngten Enden nach innen gerichtet. Auf Querschnitten sieht man, daß sie radiär in Form von Kreissektoren liegen, von denen jeder etwa ein Zehntel der Schnittfläche einnimmt (Fig. 7). Daraus und aus der Zahl der Zellen auf dem Sagittalschnitt läßt sich angeben, daß die ganze Linse aus 120—150 Zellen besteht. Wo diese nicht dicht aneinander gepackt liegen, läßt sich zwischen ihnen eine schwach färbbare, hyaline Grundmasse erkennen, vermutlich ein quellbares Sekret der Linsenzellen. KISHINOUYE hat angegeben, daß die Linse proximalwärts bedeutend breiter wird als am distalen Ende, und ihre Form demnach ganz anders angenommen, als ich sie gesehen habe. Der Grund ist der, daß KISHINOUYE den Glaskörper ganz außer acht ließ. Dieser ist jedoch sehr leicht erkennbar, nicht nur wegen seiner durch die schon erwähnte Zwischenlage bewirkten Abtrennung, sondern auch wegen der Form seiner Zellen und mehr noch durch seine von der der Linsenzellen ganz verschiedene Färbbarkeit. Er füllt den Raum zwischen Linse und Retina fast

vollständig aus, was allerdings nur bei gut konservierten Präparaten zu sehen ist, während sonst mitunter durch das Zerreißen der zarten oberen Partien der Retina scheinbar ein Hohlraum zwischen ihr und dem Glaskörper vorgetäuscht wird. Die Gestalt des Glaskörpers ist napfförmig und in der nach oben zu gerichteten Höhlung steckt der proximale Teil der Linse. Die Zellen des Glaskörpers sind radiär angeordnet, wie die der Linse und tragen die Kerne ebenfalls an der Peripherie, während die zentralen Enden sehr dünn auslaufen und ein Faserwerk bilden, dessen einzelne Teile nur schwer zu unterscheiden sind. — Nach dem, was KISHINOUYE über die Entstehung der Linse sagt, müßte man sich den Glaskörper als aus dem basalen Teil der Linse differenziert denken; dies kann aber unmöglich so sein. Denn bei Anwendung der BLOCHMANNschen Färbung wird die Linse gelblich-braun, der Glaskörper dagegen färbt sich intensiv blau, woraus man schließen muß, daß er bindegewebiger Herkunft ist, während die Linse durch eine Epidermiseinwucherung entsteht. Jedenfalls wird er durch Einwanderung von Zellen aus dem Bindegewebe gebildet, das dann die Augenkapsel und die Pigmenthülle liefert, sowie das sogenannte Tapetum. Wenn in meinem Material Entwicklungsstadien vorgekommen wären, die ich sicher zu finden erwartet hatte, so könnte ich eine bestimmtere Meinung über den Fall äußern. Aber an den vielen Tentakeln, die ich unter dem Mikroskop hatte, konnte ich nur einmal ein nicht vollentwickeltes Auge finden; aber dieses war erstens schlecht erhalten und zweitens schien es nicht normal zu sein; bei einem in Bildung begriffenen Auge müßte nach KISHINOUYE das Pigment zuletzt auftreten; dies eine Präparat dagegen wies fast nur Pigment auf und eine ganz deformierte Retina; sonst war überhaupt nichts daran zu erkennen. Daran, daß größere, aber noch nicht ganz ausgewachsene Individuen noch immer neue Augen bilden, will ich nicht zweifeln; der gleiche Fall ist ja z. B. bei *Pecten* wohlbekannt; aber dann waren meine Exemplare jedenfalls schon ganz ausgewachsen, oder aber die Bildung der Augen findet periodisch statt, etwa nur zu einer gewissen Jahreszeit oder unter sehr günstigen Lebensbedingungen.

Ich wende mich nun zu dem Chorioid und der Retina (Fig. 6 *Ch* u. *R*). Diese beiden Bestandteile stellen sich, wie bereits bemerkt, als Hinter- und Vorderwand einer Blase dar, deren basaler Teil seine halbkugelige Form bewahrt hat, während der distale sehr verdickt ist und den durch die Hinterwand gebildeten Napf bis auf ein geringfügiges Lumen ausfüllt. Das Chorioid besteht aus einer faserigen Zellenlage mit ziemlich verstreuten großen Kernen. Es läßt

zwischen sich und dem sog. Tapetum nur einen schmalen Spalt, durch den der Nerv, der an der Basis der Pigmentkapsel auf der dem Sipho abgekehrten Seite eintritt, in becherförmiger Ausbreitung nach der Retina aufsteigt, dergestalt die Augenblase ebenso umfassend, wie dies auch bei *Pecten* der Fall ist. Ein Unterschied jedoch liegt darin, daß nur ein Nervenast in das Auge eintritt, nicht zwei, wie bei *Pecten* und wie es nach der irrigen Ansicht KISHINOUYES auch bei *Cardium muticum* sein soll. Das Chorioid wird nach den Übergangsstellen in die Retina zu sehr dünn, so daß seine Kontinuität mit dieser nur bei sehr gut konservierten Tentakeln zu erkennen ist, dann aber mit desto größerer Deutlichkeit. Bei der Untersuchung der Retina selbst hatte ich mit ziemlichen technischen Schwierigkeiten zu kämpfen. Die Konservierung war meist wenig zufriedenstellend, oftmals war die Retina zu einer undefinierbaren, kernführenden Masse zerfallen, andrerseits, wo sie besser erhalten war, meist sehr zerrissen, so daß die Kerne am Glaskörper hingen, während der proximale Teil in seiner Lage geblieben war. So kostete es viel Zeit und Mühe, und ich mußte eine große Zahl von Schnitten anfertigen, bis ich endlich auf einigen ein klares Bild finden konnte. Trotzdem aber fürchte ich, weder im Text noch in der Abbildung, die Anordnung der Elemente, wie sie im Leben ist, genau wiedergeben zu können.

Zunächst lassen sich zwei Zonen der Retina unterscheiden: »die distale der lichtempfindlichen Zellen und die proximale der Stäbchen. Die lichtempfindlichen Zellen (Fig. 9 *Rz*) sind hell, das Plasma nahezu homogen, ebenso wie das der Kerne. Nach dem Glaskörper zu verjüngt sich jede Zelle und geht mit einem — manchmal glaubte ich auch zu sehen, mit mehreren — Ausläufern in je eine Nervenfaser über. Der Nerv zeigt schon beim Eintritt in das Auge schmale, dunkel färbbare Kerne, während er in seinem übrigen Verlauf nur aus relativ dicken, vielfach geschlängelten Fasern besteht, Kerne dagegen nicht erkennen läßt. Im Innern des Augenkörpers sind die Kerne besonders zwischen Retina und Glaskörper leicht aufzufinden. Ich nenne diesen Teil der Nervenausbreitung nach der Homologie mit dem *Pecten*- und andern Augen Sehganglion (Fig. 6 Gz_1, Fig. 9 *Gz*). Proximalwärts setzt sich jede Retinazelle in ein langes, feines Stäbchen fort, das bis an die Basis der unteren Retinazone herabreicht (Fig. 9 *st*) und von einer äußerst zarten, feinkörnigen, dunkleren Hülle umgeben ist, die ich als Pigment deute (Fig. 8 *pm*). Diese Pigmenthülle fehlt dem Stäbchen des *Pecten*-Auges. Während

ferner bei *Pecten* die Stäbchen in ununterbrochener Reihe nebeneinander stehen, sind sie hier durch ziemlich weite Abstände und noch durch zwei verschiedene Bestandteile voneinander getrennt. Erstens ist jedes Stäbchen von einer helleren Zone umgeben, die es wie ein Mantel einhüllt; dieser Stäbchenmantel zeigt auf Längsschnitten, ebenso wie das Stäbchen selbst, eine feine, horizontale Querstreifung (Fig. 9 *M*). Auf feinsten Querschnitten durch die proximale Zone der Retina erkennt man ferner, daß sowohl die Querschnitte der Stäbchen als auch die des sog. Stäbchenmantels eine sehr feine, anscheinend radiärfaserige Struktur zeigen (*8*). Die radiären Fasern des Stäbchens entspringen von einem feinen Punkt in dem Zentrum seines Querschnittes, der möglicherweise eine das Stäbchen längsdurchziehende Nervenfibrille sein könnte, wie sie PATTEN für *Pecten* beschreibt und abbildet (loc. cit. Taf. XXIX, Fig. 24—28). Dort wird jedes Stäbchen von einer axialen Fibrille durchzogen, die nach der Wand des Stäbchens zu radiäre Ausläufer entsendet; diese Ausläufer treten mit ebenfalls längsgerichteten Fibrillen in Verbindung, die in der Wand des Stäbchens verlaufen und die PATTEN als »external nervous fibrillae« bezeichnet hat. Ich muß jedoch besonders hervorheben, daß ich bei *Cardium muticum* auf Längsschnitten durch die Stäbchen nie etwas von solchen axialen oder andern Längsfibrillen bemerken konnte, sondern nur die oben erwähnte feine Querstreifung von Stäbchen und Mantel. Die Querstreifung des Mantels erinnert an einen Stiftchensaum, wie HESSE ihn an den Stäbchen der Augen von Turbellarien, sowie einiger Mollusken und Arthropoden beschrieben hat. Das Bild des Querschnittes spricht jedoch wenig für diese Annahme, da nur einige wenige radiär angeordnete Fasern zu sehen sind, wodurch sich das Bild von dem charakteristischen Aussehen eines Stiftchensaumes weit entfernt.

Hinsichtlich der feineren Struktur der Stäbchen und des sog. Stäbchenmantels bin ich geneigt, folgende Auffassung für wahrscheinlich zu halten. Sowohl die Struktur des Stäbchens wie die des Mantels ist eine alveoläre oder wabige. Das Stäbchen wird, wie die Querschnitte lehren, von einer einfachen Lage radiär um seine Achse gestellter Alveolen gebildet. Ob in dieser Achse, wie möglich, eine Fibrille verläuft, vermochte ich, wie gesagt, weder festzustellen noch zu widerlegen. Der sog. Stäbchenmantel ist ebenfalls eine einfache Schicht radiär gerichteter Alveolen, und die Querstreifung daher ebenso wie die Radiärstreifung auf dem Querschnitt kein Bild von Fasern, sondern von Alveolenwänden, resp. der optischen Schnitte

von Lamellen. Dabei fragt es sich jedoch ferner, ob dieser alveoläre Mantel den Stäbchen als ein aus ihnen hervorgegangener Anteil zugehört, oder ob er eine sekundäre Umhüllung der Stäbchen ist. Wie die Verhältnisse bei *Cardium muticum* liegen, halte ich es für wahrscheinlich, daß der Stäbchenmantel zu den gleich zu behandelnden Zwischenzellen gehört, nicht aber zu den eigentlichen Stäbchen.

Als trennende Substanz zwischen den einzelnen Stäbchen samt ihren zugehörigen Mänteln fungiert eine wabig strukturierte, dunkle Zwischenmasse (Fig. 8 und 9 *Zm*), in die in regelmäßigen Abständen je ein Stäbchen mit seinem Mantel eingebettet ist. Diese Zwischensubstanz enthält Kerne, die denen der Retinazellen sehr ähnlich sind, sich von ihnen aber durch ihre körnigere und etwas dunklere Substanz unterscheiden, was in Fig. 9 etwas übertrieben dargestellt ist. Daß diese Kerne zu der Zwischenmasse gehören und daß letztere daher als eine Art Syncytium von indifferenten, hier nicht pigmentierten Zellen (resp. Stützzellen) zu erachten ist, kann keinem Zweifel unterliegen. Da, wie schon hervorgehoben, gerade die Retina in meinem Material mangelhaft konserviert und im besonderen die distale Region der Retina von der Stäbchenregion häufig abgerissen war, so waren auch die Kerne der Zwischenzellen von den zugehörigen Zellkörpern vielfach abgetrennt. Da sich jedoch gelegentlich auch einzelne besser erhaltene Präparate fanden, auf denen der Zusammenhang zwischen jenen Kernen und der wabig protoplasmatischen Zwischenmasse in der auf Fig. 9 dargestellten Weise sicher festzustellen war, so hege ich keinen Zweifel an der Richtigkeit der oben vorgetragenen Auffassung.

Schließlich bleibt mir noch das Haarsinnesorgan in der Tentakelgrube zu besprechen. Dieses ist im Prinzip dem von *Cardium paucicostatum* und *Cardium oblongum* so ähnlich, daß ich mich damit begnüge, die Unterschiede hervorzuheben. Anstatt eines Doppelringes von Haarsinneszellen finden wir bei *Cardium muticum* nur einen einfachen Ring, der den kleinen Hügel in der Tentakelgrube umgibt (Fig. 6 $Sz.Gz_2$ und Fig. 10). Den feineren Bau der Sinneszellen konnte ich nicht so gut erkennen, wie bei den andern Species, wofür ich namentlich der Konservierung die Schuld geben muß. Aus demselben Grund kann ich auch nicht angeben, ob sich die Sinneszellen hier ebenfalls in einen Ausläufer (Fig. 5 *f*) fortsetzen. Bei der sonstigen Ähnlichkeit der Organe bei allen drei Species glaubte ich aber annehmen zu dürfen, daß sich in dieser Hinsicht zwischen *Cardium muticum* einerseits und *Cardium paucicostatum* und *Cardium oblongum* andrerseits kein nennenswerter Unterschied bemerkbar macht.

Technisches.

Das mir zur Verfügung stehende Material stammte teils von Bergen, teils von Neapel und Triest; aus Japan die Siphonen von *Cardium muticum*, die mir Herr KISHINOUYE gesandt hatte. Zur Fixierung war Pikrinsalpetersäure oder Sublimat-Essigsäure verwendet worden, zum Aufbewahren 90 % Alkohol. Als stärkste Vergrößerung gebrauchte ich bei meinen Untersuchungen SEIBERT 2 mm homog. Immersion mit Ocularen 8, 12 und 18. Die Mikrotomschnitte waren meistens 5 μ, selten dicker, und in einigen Fällen bloß 3 μ, selbst 2 μ. Die zu schneidenden Tentakel wurden in Paraffin eingebettet und dann nach eventuell erfolgter Nachfärbung auf dem Objektträger in Kanadabalsam aufgestellt. Im Anfang versuchte ich verschiedene Färbungen, hielt mich aber im weiteren Verlauf meiner Untersuchungen an einige wenige, die ich mit Erfolg angewendet hatte. Mit der Eisenhämatoxylinfärbung nach HEIDENHAIN konnte ich keine guten Resultate erzielen; dagegen erwies sich die Färbung mit Boraxkarmin-Hämatoxylin -chromsaurem Kali nach SCHUBERG als recht gut. Die Tentakel wurden dabei in toto auf 12—24 Stunden in Boraxkarmin gelegt, darauf die überschüssige Farbe mit 70 % Alkohol, der ½ % Salzsäure enthielt, extrahiert. Auf dem Objektträger wurden die Schnitte dann für 10—15 Minuten, je nach der Dicke, in ein Gemisch von drei Teilen Wasser und einem Teil 1 %iger Hämatoxylinlösung gebracht, darauf gut ausgewaschen und für 5—8 Minuten in eine einprozentige wässrige Lösung von chromsaurem Kali gelegt; danach mußte wieder gut in fließendem Wasser gewaschen werden.

Für die Differenzierung von Bindegewebe und Muskulatur verwendete ich mit gutem Erfolg nach Angaben von Prof. SCHUBERG eine Abänderung der von BLOCHMANN modifizierten VAN GIESONschen Bindegewebsfärbung. Ich benutzte eine ungefähr 0,01 %ige Lösung von triphenylrosanilintrisulfosaurem Natrium in gesättigter wäßriger Pikrinsäurelösung. Schnitte von 5 μ, die mit Boraxkarmin vorbehandelt waren, erhielten in dieser Flüssigkeit, aus der sie sehr rasch in absoluten Alkohol überführt werden müssen, schon in 2—2½ Minuten die gewünschte Abtönung, wobei sich das Bindegewebe tiefblau, die Epidermis gelbbraun, alles übrige mattblau und die Muskulatur schön orangegelb färbt, was in Verein mit der Karminfärbung der Kerne schöne und brauchbare Bilder gibt.

Am liebsten und mit den besten Resultaten verwendete ich jedoch die Färbung Boraxkarmin-Osmium-Holzessig nach SCHUBERG. Die in

der angegebenen Weise mit Boraxkarmin vorbehandelten Tentakel wurden in toto nach erfolgtem Extrahieren in eine einzehntelprozentige Lösung von »Überosmiumsäure« gebracht, in der sie am besten 6 Stunden gelassen wurden. Nach kurzem Ausspülen in Wasser kommen die Tentakel sodann in unverdünnten Holzessig, bis sie ganz schwarz geworden sind, was in einigen Stunden eintritt. Hierauf werden sie wie gewöhnlich eingebettet und geschnitten. Man kann auch den Holzessig weglassen, doch müssen dann die Tentakel 24—36 Stunden in einprozentiger Osmiumsäure liegen. Mit diesem Verfahren erzielt man eine Bräunung der Nerven- und Gangliensubstanz, die immer noch sehr wertvoll genannt werden muß, solange es für konserviertes Material keine brauchbare spezifische Nervenfärbung gibt.

Die vorliegende Arbeit entstand im zoologischen Institut der Universität Heidelberg auf Veranlassung meines verehrten Lehrers, Herrn Prof. Dr. Bütschli, dem ich gleich an dieser Stelle für seinen ständigen Rat und seine freundliche Hilfe meinen aufrichtigsten Dank erstatte. Auch Herr Prof. Dr. Schuberg hat mich durch zahlreiche wertvolle Winke, besonders in technischer Hinsicht, außerordentlich verpflichtet. Ferner hat auf die liebenswürdige Vermittlung des Herrn Prof. Iijima in Tokyo Herr K. Kishinouye sich der Mühe unterzogen, einige Exemplare von *Cardium muticum* für mich zu konservieren und zu senden, wodurch es mir möglich wurde, meine Untersuchungen auch auf diese wenig erforschte Species auszudehnen; beiden genannten Herren danke ich hierfür bestens.

Heidelberg, im Oktober 1903.

Literaturverzeichnis.

1. 1795. J. X. Poli, Testacea utriusque Siciliae eorumque historia et anatome tabulis aëneis illustrata. Parma 1795.
2. 1840. W. Grube, Über Augen bei Muscheln. Müllers Archiv f. Anat. u. Physiol. 1840.
3. 1844. J. G. F. Will, Über die Augen der Bivalven und Ascidien. Frorieps neue Notizen aus dem Gebiet der Natur- und Heilkunde. Bd. XXIX. S. 81—87 und 99—103.
4. 1848. Th. v. Siebold, Vergl. Anatomie der Wirbellosen. p. 262.
5. 1885. J. Carrière, Die Sehorgane der Thiere.
6. 1885. B. Sharp, On the visual organs of Lamellibranchiata. Mitth. d. Zool. Station Neapel. Bd. V. S. 447—470.
7. 1886. W. Patten, Eyes of Molluscs and Arthropods. Ebenda. Bd. VI. S. 542—756.

8. 1886. K. Drost, Über Nervensystem und Sinnesepithelien der Herzmuschel. Morph. Jahrbuch. Bd. XII. S. 163—201.
9. 1892. B. Rawitz, Der Mantelrand der Acephalen. Teil III. Jen. Zeitschr. f. Med. und Naturwiss. Bd. XXVII.
10. 1894. K. Kishinouye, Note on the eyes of Cardium muticum Reeve. The Journal of the college of science. Imperial University Tokyo. Bd. VI. p. 279—285.
11. 1896. W. Nagel, Der Lichtsinn augenloser Thiere. Jena.
12. 1897. W. Nagel, Über räthselhafte Organe an den Siphopapillen von Cardium oblongum. Zool. Anzeiger. Bd. XX. S. 406.
13. 1900. R. Hesse, Untersuchungen über die Organe der Lichtempfindung bei niederen Thieren. Theil VI. Diese Zeitschr. Bd. LXVIII. S. 379.

Erklärung der Abbildungen.

Die Figg. 1, 4 und 6 mußten, da auf einem Schnitt nie alle charakteristischen Elemente vertreten waren, aus mehreren Schnitten mit möglichster Anlehnung an die Präparate konstruiert werden.

Gemeinsame Bezeichnungen:

Bgw, Bindegewebe; *Bgz*, Flemmingsche Bindegewebszellen; *Cu*, Cuticula; *Ep*, Epidermis; *G*, Ganglion; *Gz*, Ganglienzellen; *L*, Linse; *M*, Muskulatur; *N*, Nerv; *Pm*, Pigmentzellen; *Rz*, Retinazellen; *Sz*, Haarsinneszellen.

Tafel XXIX.

Fig. 1. Medianer Sagittalschnitt durch einen augentragenden Tentakel von *Cardium edule*. Vergr. etwa 350. *Ag*, Argentea; *SE*, Sinnesepithel; *Sg*, Sehganglion.

Fig. 2. Sinnesepithel von *Cardium edule*. Vergr. etwa 1200. *As*, Alveolarsaum; *Ez*, Epithelzellen.

Fig. 3. Partie aus der Linse von *Cardium edule*. Vergr. etwa 1200.

Fig. 4. Medianer Sagittalschnitt durch einen Tentakel von *Cardium paucicostatum*. Vergr. etwa 350.

Fig. 5. Teil des Sinnesorgans von *Cardium paucicostatum*. Vergr. etwa 1300. *Stl*, stützende Lamelle zwischen den beiden Ringen von Sinneszellen; *f*, Fortsatz der Sinneszellen zwischen die Ganglienzellen.

Fig. 6. Medianer Sagittalschnitt durch ein Auge von *Cardium muticum*. Vergr. etwa 350. *AK*, Augenkapsel; *C*, Cornea; *Ch*, Chorioid; *D*, D_1, Drüsenzellen; *GK*, Glaskörper; *R*, Retina; *S*, Spitze des Tentakels, die bei Kontraktion das Auge überdeckt; *Tpt*, Tapetum.

Fig. 7. Querschnitt durch die Linse von *Cardium muticum*. Vergr. etwa 350. *AK*, Augenkapsel; *Zm*, hyaline Zwischenmasse.

Fig. 8. Querschnitt durch die Stäbchenzone der Retina von *Cardium muticum*. Vergr. etwa 2500. *Pm*, Pigmenthülle, um die Stäbchen; *st*, Stäbchen; *af*, axiale Fibrille; *rf*, radiäres Fachwerk des Stäbchenmantels *M*; *ZM*, Zwischenmasse.

Fig. 9. Partie aus der Retina von *Cardium muticum* im Längsschnitt. Vergr. etwa 1200. *M*, Mantel; *KZM*, Kerne der Zwischenmasse; *st*, Stäbchen; *ZM*, Zwischenmasse.

Fig. 10. Haarsinnesorgane von *Cardium muticum* im Längsschnitt. Vergr. etwa 1200.

Myenchus bothryophorus, ein in den Muskelzellen von Nephelis schmarotzender neuer Nematode.

Von

August Schuberg und **Olaw Schröder**
in Heidelberg.

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Heidelberg.)

Mit Tafel XXX.

Im Sommer 1898 beobachtete ich zum ersten Male in mehreren Exemplaren von *Nephelis vulgaris* Moq. Tand. [*Herpobdella atomaria* (Carena)], aus dem Neckar bei Heidelberg, einen kleinen Nematoden, der beim Zerzupfen der Wirtstiere in Kochsalzlösung frei hervortrat und den ich nach Herstellung von Macerationspräparaten auch in den Muskelzellen antraf. Obwohl diese bemerkenswerte Lebensweise meine Aufmerksamkeit erregte und wiederholte Beobachtung des Wurmes, den ich bald auch in den abgelegten Kokons von *Nephelis* auffand, die wichtigsten Organisationsverhältnisse kennen lehrte, fand ich doch nicht die Zeit, die Untersuchung in genügender Weise zu Ende zu führen. Ich bin daher Herrn O. Schröder sehr zu Danke verpflichtet, daß er bereit war, den Gegenstand gemeinsam mit mir zu bearbeiten. Einige Lücken in der Lebensgeschichte des Tieres, die noch geblieben sind, hoffen wir später ausfüllen zu können. Da der Nematode sich als bisher unbekannt erwies, haben wir ihm den Namen *Myenchus bothryophorus* beigelegt[1].

A. Schuberg.

1. Bau des ausgebildeten Tieres.

Die ausgebildeten, geschlechtsreifen Exemplare von *Myenchus bothryophorus*, die wir unsrer Beschreibung zugrunde legen wollen, erhält man am einfachsten dadurch, daß man die lebenden Exemplare

[1] Eine vorläufige Mitteilung erschien in den Verhandl. des Naturhist.-med. Vereins Heidelberg. Bd. VII. 1904.

von *Nephelis* in einem Uhrschälchen mit physiologischer Kochsalzlösung in kleine Stücke zerschneidet. Die hierbei frei gewordenen Parasiten besitzen die typische, langgestreckt-wurmförmige Gestalt der Nematoden. Die Länge der männlichen Tiere beträgt 0,42 bis 0,44 mm, die der weiblichen 0,38—0,4 mm, die größte Breite in beiden Geschlechtern ungefähr 0,021 mm.

Das Vorderende, das sich allmählich etwas verjüngt, ist am Munde ziemlich deutlich quer abgestutzt. Im optischen Längsschnitt erscheinen die Ecken des abgestutzten Endes etwas vorgewölbt (Fig. 1 *l*, 2), was vermutlich der Anwesenheit von Lippenbildungen zuzuschreiben ist, doch konnte nicht mit Sicherheit entschieden werden, um wie viele es sich handelt; wahrscheinlich dürften jedoch drei Lippen vorhanden sein. Die von diesen Lippen eingeschlossene Partie ist gewöhnlich leicht vorgewölbt (Fig. 1, 2); sie kann jedoch auch, namentlich bei etwas gepreßten Individuen, noch stärker vorgewölbt sein (Fig. 3). In ihrer Mitte liegt die äußerst feine Mundöffnung (*m*, Fig. 1, 2, 3).

Das Hinterende des Körpers spitzt sich allmählich, doch ziemlich scharf zu; diese Zuspitzung macht sich insbesondere von der Afteröffnung (*a*) an geltend. Bei männlichen Tieren ist der Schwanz, das hinter dem After gelegene Stück des Körpers, verhältnismäßig kürzer (Fig. 2) als bei weiblichen (Fig. 1), so daß das Hinterende der Weibchen etwas schlanker und spitzer erscheint, als das der Männchen. Die Spitze des Hinterendes ist bei beiden Geschlechtern in drei kleine Fortsätze zerteilt, von denen einer dorsal und zwei ventral zu stehen scheinen; doch ist dies bei der Kleinheit der Verhältnisse schwer zu entscheiden (Fig. 1, 2, 11). Das Hinterende ist oft etwas ventralwärts gekrümmt, aber beim Männchen nicht stärker, als beim Weibchen; eine ständige Einrollung des männlichen Hinterendes ist also nicht vorhanden[1].

Die Afteröffnung (*a*, Fig. 1, 2) liegt, wie schon angedeutet, kurz vor dem Hinterende, auf der Bauchseite. Bei den männlichen Tieren mündet in sie auch das Genitalorgan. Bei den weiblichen dagegen findet sich eine besondere Geschlechtsöffnung oder Vulva (*v*), die ungefähr am Anfang des letzten Körperviertels liegt; die Entfernung der Geschlechtsöffnung vom After ist um ein weniges größer, als die des Afters von der Spitze des Hinterendes.

[1] Ich bemerke dieses besonders mit Rücksicht auf Fig. 2. Die Einrollung des Hinterendes ist hier nur zufällig und findet sich in ähnlicher Weise gelegentlich auch bei Weibchen.

Während die bisher beschriebenen Verhältnisse durchaus nichts Ungewöhnliches erkennen lassen, beansprucht ein andrer Punkt besonderes Interesse. Es ist dies eine eigentümliche grubenartige Einsenkung der Körperoberfläche, die auf der Bauchseite ungefähr an der hinteren Grenze des vordersten Körperfünftels gelegen ist. Diese »Bauchgrube« (*bg*), wie wir das Organ nennen wollen, ist bei allen Individuen leicht zu erkennen und macht auf den ersten Blick durchaus den Eindruck eines Saugnapfes. Eine kleinere Ellipse, die von einer zweiten nahen, konzentrischen Linie begleitet sein kann (Fig. 2), liegt innerhalb zweier ebenfalls konzentrischer größerer ellipsoider Linien (Fig. 1, 2). Zwischen der kleineren und der inneren größeren Ellipse läßt sich mitunter eine zarte, radiäre Streifung bemerken (Fig. 1).

Genauere Untersuchung ergibt, daß die kleinere Ellipse in eine kleine Grube führt, deren Ausdehnung in die Tiefe indessen schwer zu beurteilen ist. Mit Sicherheit ließ sich jedoch feststellen, daß sie von der Cuticula des Körpers ausgekleidet wird; denn in einem Falle, bei einem stark gequetschten Tiere, wurde dieser eingesenkte Teil der Cuticula durch den Druck nach außen gepreßt und saß dann der Öffnung der Grube wie ein kleines zylindrisches Röhrchen auf.

Ob die »Bauchgrube« wirklich die Bedeutung eines Saugnapfes hat, ist nicht zu entscheiden. Außer der oben erwähnten äußeren Ähnlichkeit liegen uns keinerlei Beobachtungen vor, welche in dieser Hinsicht etwas zu beweisen imstande wären. Die Saugnäpfe, welche bei einigen wenigen Arten von Nematoden angetroffen werden, so bei der Gattung *Heterakis*[1] und bei *Oxysoma lepturum*[2], liegen zwar unpaar auf der Ventralseite, jedoch am Hinterende des Tieres und kommen nur den Männchen zu[3]. Nach den vorliegenden Angaben, wie nach dem, was wir über die Bauchgrube von *Myenchus* feststellen konnten, läßt sich jedenfalls eine Identifizierung der beiderlei Organe nicht sicherstellen.

---

[1] A. Schneider, Monographie der Nematoden. Berlin 1866. S. 68. Taf. IV, Fig. 2.

[2] Ebenda S. 116. Taf. XII, Fig. 3.

[3] Über andre, als »Saugnäpfe« gedeutete Organe von Nematoden vergleiche man die Arbeit von L. A. Jägerskiöld, Weitere Beiträge zur Kenntnis der Nematoden. In: Kgl. Svenska Vetensk.-Akad. Handl. Bd. XXXV. 1901. S. 71 ff. Jägerskiöld faßt diese sog. »vorderen akzessorischen Organe« vieler männlicher Nematoden als Drüsen auf, wie das vor ihm auch schon Bütschli getan hatte (Beitr. z. Kenntnis d. freilebenden Nematoden. In: Nova Acta Ks. Leop.-Carol. deutsch. Ak. d. Naturf. Bd. XXXVI. 1873. S. 57).

Dasselbe ergibt sich bei einem Vergleich mit den sog. Seitenkreischen[1] oder Seitenorganen[2], wie sie für viele freilebende Nematoden beschrieben wurden. Es sind dies meist kreisrunde oder elliptische, doch auch spiralig oder noch anders erscheinende cuticulare Organe, welche in geringer Entfernung hinter dem Kopfende liegen und »bisweilen mit einem zentralen dunklen Fleck versehen« sind[3]. Dadurch ähneln sie der Bauchgrube von *Myenchus*; namentlich die Seitenorgane von *Monhystera*-Arten erinnern in mancher Hinsicht an sie[4]. Indessen sind die Seitenorgane so wenig genau bekannt, daß schon aus diesem Grunde eine genauere Vergleichung unmöglich ist. Als wichtiger Unterschied ist aber ferner schon die Lage hervorzuheben: während die Bauchgrube von *Myenchus* als unpaares Organ auf der Bauchseite gelegen ist, treten die Seitenorgane stets paarweise, je eines in den Seitenlinien der Halsgegend auf.

Berücksichtigt man die Lage der Bauchgrube — auf der Ventralseite nahe dem Vorderende — so liegt der Gedanke nahe, sie könnte mit dem Porus, der Öffnung des Exkretionsorgans, etwas zu tun haben. Soweit mir bekannt, wird der Porus für die meisten Nematoden als eine einfache, in der Regel sehr feine Öffnung beschrieben, in welche sich die Cuticula als enges Röhrchen einstülpen kann. Nur in zwei Fällen finde ich besondere Differenzierungen am Endabschnitt des Exkretionsapparates angegeben, nämlich bei *Atractis dactylura* (Duj.), einem Parasiten aus *Testudo graeca*, und bei *Atractis cruciata* v. Linstow aus *Metopoceros* (*Iguana*) *cornutus*. Bei der ersteren Art wird der Exkretionsporus von Hallez[5] folgendermaßen geschildert: »Au niveau de la dilatation stomacale, en arrière du bulbe (fig. 1 *P*), et sur la ligne ventrale, se trouve le pore excréteur qui communique avec une poche à laquelle aboutissent les deux

[1] Vgl. O. Bütschli, Beitr. zur Kenntnis der freilebenden Nematoden. S. 16.

[2] Vgl. O. Bütschli, Zur Kenntnis der freilebenden Nematoden insbesondere der des Kieler Hafens. In: Abh. Senckenb. naturf. Gesellsch. IX. Bd. 1874. S. 5. J. G. de Man, Die frei in der reinen Erde und im süßen Wasser lebenden Nematoden der niederländischen Fauna. Leiden 1884. S. 8 und: Anatom. Untersuchungen über freilebende Nordsee-Nematoden. Leipzig 1886. S. 2.

[3] de Man, Die frei in der reinen Erde und im süßen Wasser lebenden Nematoden. S. 8.

[4] Vgl. z. B. J. G. de Man, Troisième note sur les Nématodes libres de la Mer du Nord et de la Manche. In: Mém. Soc. zool. France. T. II. 1889. Pl. V, Fig. 1 et 1*a*.

[5] P. Hallez, Anatomie de l'*Atractis dactylura* (Duj.). Extrait des Mém. Soc. Sci. Lille. 4e sér. T. XV. 1886 (1887). p. 12.

troncs antérieurs et les deux postérieurs, . . . Sur le vivant (fig. 9) la poche, designée aussi sous le nom de *saccule*, a l'apparence d'une vésicule ridée à la surface, en communication avec l'extérieur par un canal très étroit, percé dans l'épaisseur de la cuticule. Je n'ai jamais pu constater la moindre contraction dans cette vésicule. La figure 8 est la reproduction d'une préparation à l'acide picrique. . . . On voit autour du pore *P* un espace chitineux (*ZC*) avec des rides rayonnantes, puis un cercle très finement strié radiairement (*ZS*), et enfin la vésicule proprement dite avec son ouverture inférieure qui la met en communication avec les troncs excréteurs . . . .«

Über den Porus von *Atractis cruciata* aber berichtet v. LINSTOW[1]: »er ist sehr merkwürdig gebildet (Fig. 4); die Mündung ist von einem Kranz von gelblichen Chitinstäbchen eingefaßt, deren Spitzen frei hervorragen«.

Ob die bei den angeführten zwei *Atractis*-Arten[2] vorkommenden Differenzierungen des Exkretionsporus miteinander identisch sind, läßt sich nach den vorliegenden Beschreibungen und Abbildungen, die recht große Unterschiede aufweisen, nicht sagen; immerhin wäre es merkwürdig, wenn die gerade bei zwei Arten des gleichen Genus vorkommenden Bildungen, die sich anscheinend sonst nicht finden, nichts miteinander zu tun haben sollten. Noch weniger aber läßt sich entscheiden, ob die Bauchgrube von *Myenchus* mit dem Porus der *Atractis*-Arten verglichen werden darf; ob etwa die radiäre Streifung, die oft zu beobachten ist, mit der radiären Streifung am Porus von *Atractis dactylura* oder dem Kranze von »Chitinstäbchen« bei *Atractis cruciata* etwas zu tun hat. Aber auch wenn dies nicht zutrifft, was mir das Wahrscheinlichste dünkt, so zeigen diese Fälle immerhin, daß wenigstens bei manchen Nematoden besondere Differenzierungen am Porus vorkommen und daß es also nicht aus diesem Grunde unmöglich wäre, die Bauchgrube als Porus aufzufassen. Allerdings fehlen jegliche Beobachtungen über Exkretionsgefäße selbst bei *Myenchus* und es bleibt allein die Lage des Organs, welche für eine solche Deutung sprechen könnte.

So bleibt uns denn nichts übrig, als allein das Vorhandensein

---

[1] v. LINSTOW, *Atractis cruciata* und *Oxyuris monhystera*, zwei neue Nematoden aus *Metopoceros cornutus*. In: Centralbl. Bakteriol. Parasitenk. I. Abtlg. XXXI. Bd. Originale. 1902. S. 30.

[2] Über den Porus der dritten bekannten *Atractis*-Art, *A. opeatura* Leidy, liegen keinerlei Angaben vor. Vgl. J. LEYDY, Notices of Entozoa. In: Proceed. Acad. Nat. Sc. Philadelphia. 1890. Part III (1891). p. 411.

der Bauchgrube festzustellen; die Frage nach ihrer morphologischen Bedeutung und Funktion müssen wir leider unentschieden lassen.

Die Anatomie und Histologie der inneren Organe von *Myenchus* sind bei der Kleinheit des Objekts nicht leicht zu untersuchen. Es gelang uns, das Folgende festzustellen.

Der Darmkanal (*d*) durchzieht den Körper als ein nur ganz wenig gebogenes Rohr fast der ganzen Länge nach (Figg. 1 und 2). Die Mundöffnung (*m*) führt zunächst in einen engen und geraden Abschnitt (Figg. 1, 2, 3), welcher wohl der »Mundhöhle« andrer Nematoden entspricht, aber vollständig von einem geraden, stärker lichtbrechenden Mundstachel (*st*) ausgefüllt wird. Ob dieser hohl oder solid ist, konnte nicht entschieden werden. Anschwellungen an seinem hinteren Ende, wie sie bei verwandten Formen vorkommen, wurden nicht wahrgenommen. Der Ösophagus besitzt zwei wenig hervortretende, unmittelbar aufeinanderfolgende Anschwellungen (Figg. 1, 2, 3 *oe*). Der daran sich anschließende Darm ist zunächst ziemlich schmal, verbreitert sich dann in der Mitte des Körpers wieder etwas, wird hierauf wieder schmäler und geht schließlich in ein blasig aufgetriebenes Rectum (Figg. 1, 2 *r*) über, welches durch ein kurzes und feines Röhrchen sich in den After (*a*) öffnet. Das Rectum ist von einem Kranze blasser Linien umgeben, die etwas vor dem After nach vorn ausstrahlen und wohl auf Muskeln zurückzuführen sein dürften. Der After selbst ist eine kleine quere, nach vorn schwach mondsichelartig umgebogene Spalte.

Die Geschlechtsorgane der weiblichen Tiere (Fig. 1) bestehen aus einem unpaaren Rohr, das in drei Abschnitte differenziert ist. Der vorderste Abschnitt, das Ovarium (*o*), beginnt blind ungefähr in der Mitte zwischen Mundöffnung und Bauchgrube und reicht bis etwas hinter die Mitte des Tieres. Namentlich am Anfang läßt es eine Querstreifung erkennen, welche auf die Anordnung seiner Zellen zurückzuführen ist. Nach hinten zu verbreitert es sich allmählich, um dann mit einem verschmälerten Abschnitt in den kurzen zylindrischen Oviduct (*od*) zu münden. In diesem sind die einzelnen, aus dem Ovarium losgelösten Eizellen als dicht zusammengelagerte Kugeln zu erkennen. Der gegen das Schwanzende gerichtete Teil des Oviducts verschmälert sich zu einem kurzen engen Röhrchen, das ihn mit dem Uterus verbindet. Der Raum zwischen dem Oviduct und dem abgerundeten vorderen Ende des Uterus wird durch symmetrische, nach vorn sich verschmälernde Körper (*dr*) ausgefüllt, die wir für Drüsen halten. Der Uterus nimmt fast die ganze Breite des

Körpers ein. In die Vulva mündet er mit einem kurzen trichterförmigen Abschnitt und erstreckt sich als ein weiter Blindsack (*u'*) hinter der Vulva noch bis zum Beginn des Enddarmes (*r*). Im Uterus sind meistens 5—8 Eier enthalten, welche nun schon eine feine Schale erkennen lassen, die als dünnes Häutchen die Eizellen umgibt, jedoch in ziemlich großem Abstand von deren Oberfläche. Indem die von den Eiern abgehobenen Schalen einander berühren und in der Form gegenseitig beeinflussen, kann der Anschein erweckt werden, als sei der Uterus durch feine quere Wände gekammert.

Die Geschlechtsorgane der Männchen (Fig. 2 *h*) stellen ebenfalls ein unpaares Rohr dar. Es reicht in der Regel weniger weit nach vorn, als die weibliche Genitalröhre und liegt in seiner ganzen Länge deutlich ventralwärts vom Darme. Eine scharfe Gliederung in einzelne Abschnitte ist nicht vorhanden. Beim lebenden Tier unterscheidet sich die hintere Partie von der vorderen durch den deutlicheren zelligen Inhalt, doch ist eine scharfe Abgrenzung beider nicht wahrzunehmen. Am hinteren Ende kann die männliche Geschlechtsröhre, die hier natürlich als Vas deferens (*vd*) funktioniert, bis zum Rectum verfolgt werden; doch blieb die Art und Weise der Verbindung mit dem Endabschnitt des Darmes unklar. Spicula sind stets zwei vorhanden; bei Betrachtung des Tieres von der Seite wird das eine durch das andre verdeckt (Fig. 2 *sp*). Deutlich werden dagegen natürlich beide bei Beobachtung von der Ventralseite (Fig. 5). Sie sind ventralwärts und nach vorn ziemlich stark umgebogen und besitzen eine verbreiterte, etwas nach vorn vorgebogene und am Außenrand leicht eingebuchtete Basis (Fig. 5), die an ihrer Innenfläche ausgehöhlt erscheint (Fig. 6).

Über die übrigen Organe liegen uns sichere Beobachtungen nicht vor.

Erwähnt mag noch werden, daß einigemale Tiere angetroffen wurden, die anscheinend in Häutung begriffen waren. Sie hatten sich innerhalb der alten Cuticula zurückgezogen (Fig. 4), wobei sich zeigte, daß der Anfangsteil des Darmes — wohl mit dem Stachel (?) — ebenfalls erneuert wird. Vermutlich waren dies wohl Individuen, die gerade aus Muskelfasern frei geworden waren und nun weiter zu wachsen begannen.

2. Vorkommen und Entwicklung.

Die ausgebildeten Tiere, wie sie der vorstehenden Beschreibung zugrunde liegen, findet man innerhalb des Körpers der *Nephelis* im

Bindegewebe, sowohl in dem zwischen den inneren Organen sich ausbreitenden Gewebe, wie unmittelbar unter der Epidermis. Die Tiere liegen im Bindegewebe stets frei, ohne Cyste. Und in der Tat ist nach dem, was über die Lebensweise sonst ermittelt werden konnte, wohl anzunehmen, daß die Tiere sich nur vorübergehend im Bindegewebe aufhalten, so daß das Fehlen einer Cyste, wie wir sie sonst bei den im Bindegewebe vorkommenden Nematoden so häufig finden, erklärlich ist. Den eigentlichen Wohnsitz des *Myenchus* innerhalb des *Nephelis*-Körpers bilden vielmehr die Muskelzellen.

Am besten überzeugt man sich hiervon an Macerationspräparaten. Es gelang auf verschiedene Weise, die Muskelfasern in vorzüglichster Weise durch Maceration zu isolieren, am besten mit etwa 5 %iger Salzsäure bei einer Temperatur von 40° (½—1 Tag) und zweitens durch Kochen von in Sublimat konservierten Tieren in Wasser[1].

---

[1] Sowohl Salzsäure wie kochendes Wasser sind als Macerationsflüssigkeiten nicht neu, doch scheinen sie in der oben angegebenen Weise bisher noch nicht benutzt worden zu sein, namentlich nicht für Muskelfasern, für welche sie sich indessen sehr gut eignen.

Die Salzsäure (5 % der gewöhnlichen ziemlich konzentrierten Salzsäure, die etwa 37 % HCl enthält), hat den Nachteil, daß die Färbbarkeit der Kerne leidet, was beim Kochen in Wasser nicht geschieht. Zu letzterem Zwecke verwende ich nie frisches, sondern in Sublimat konserviertes Material, dessen gute Konservierung durch das Kochen in keiner Weise zu leiden scheint. Ich bringe kleinere Tiere, wie *Nephelis*, in destilliertem Wasser in ein kleines Reagensröhrchen, das ich an einem eingebogenen Drahtdreiecke in ein mit Wasser gefülltes Bechergläschen hereinhänge, und lasse dann das Wasser eine bis mehrere Stunden kochen. Bei sehr vielen Objekten gelingt es dann, durch kräftiges Schütteln die Muskeln in schönster Weise zu isolieren. Natürlich werden auch zahlreiche Elemente andrer Organe in brauchbarer Form isoliert.

Sowohl die in Salzsäure, wie die in kochendem Wasser isolierten Muskelzellen werden im Röhrchen weiterbehandelt, gefärbt und bis in Xylol übergeführt. Dabei benutzte ich die Corische Laboratoriumszentrifuge, die ich überhaupt sehr empfehlen kann (Zeitschr. f. wiss. Mikrosk. Bd. XII, S. 303). Zur Färbung eignete sich am besten Delafieldsches Hämatoxylin (verdünnt und mit Essigsäure angesäuert) und Eosin (½ % in Wasser). Da durch das Zentrifugieren die isolierten Elemente wieder etwas zusammengeballt werden, so muß man sie im Kanadabalsam wieder etwas auseinanderwirren. Noch schonender und einfacher aber als mit Nadeln geschieht dies dadurch, daß man eine kleine Probe des isolierten Materials auf ein Tröpfchen Kanadabalsam auf den Objektträger bringt, also das Xylolmaterial dem Balsam zusetzt, nicht umgekehrt. Es breitet sich dann das Xylol auf dem Balsam aus und zwar in so rascher Weise, daß dadurch die Muskelzellen usw. auseinandergewirrt werden.

Ich kann beide Methoden für zahlreiche Objekte, an denen ich sie versucht habe, bestens empfehlen.

In derartig hergestellten Präparaten, zu denen man die ganzen Tiere von *Nephelis* verwendet, findet man bei stärkerer Infektion oft zahlreiche Individuen von *Myenchus* in deutlichster Weise innerhalb der Muskelzellen. Man kann sich aufs sicherste davon überzeugen, daß sie wirklich in der Zelle liegen (Figg. 7, 8, 9), was sich übrigens auch auf Schnitten durch *Nephelis* leicht bestätigen läßt. Jüngere Stadien von *Myenchus* liegen gestreckt in der »röhrenförmigen« Muskelzelle und zwar in dem innern, nicht kontraktil differenzierten Protoplasma (Fig. 9), in welchem sie in einen kleinen Hohlraum eingeschlossen sind. Den Kern der Muskelzelle (*n*) sieht man sehr häufig unverändert erhalten, wie auch die Muskelzelle selbst durch den Parasiten weder aufgetrieben, noch — abgesehen von der Zerstörung eines Teiles des Protoplasmas — sonst irgendwie verändert erscheint. Manche Individuen, vor allem größere, sind ein- oder zweimal umgebogen (Figg. 7 und 8); durch die größere Breitenausdehnung, die sie in dieser Lage innerhalb der Muskelzelle beanspruchen, kann dann wohl die kontraktile Rindenschicht etwas verdünnt werden (Fig. 8), doch ist dies nicht immer der Fall. Die Größe der in den Muskelzellen eingeschlossenen Nematoden, bei welchen in der Regel von dem Geschlechtsapparat nichts deutlich erkennbar war und die wohl anscheinend auch noch nicht geschlechtsreif waren, beträgt ungefähr 0,2—0,3 mm, also die Hälfte bis drei Viertel der freien Individuen.

Der Entwicklungszyklus von *Myenchus* konnte bis jetzt noch nicht experimentell festgestellt werden; auch fehlen uns noch einige andre Tatsachen, welche uns in den Stand setzten, ihn bis jetzt mit Sicherheit anzugeben. Doch dürfte er sich, nach den bisher geschilderten und nach gleich noch zu erwähnenden Beobachtungen, wohl folgendermaßen verhalten.

Die jungen Tiere entwickeln sich zunächst im Innern der Muskelzellen und dringen dann aus diesen in das Bindegewebe ein, wo sie, vermutlich nach einer oder mehreren Häutungen, weiter wachsen und geschlechtsreif werden. Ihr weiteres Schicksal aber scheint sich außerhalb des Körpers des Wirtstieres abzuspielen. Im Sommer nämlich findet man nicht selten die geschlechtsreifen *Myenchus* in den abgelegten Kokons von *Nephelis.* Wie sie hierhin gelangen, ist bis jetzt nicht möglich gewesen zu ermitteln. Sie könnten entweder mit den Eiern in die Kokons abgelegt werden oder aber während der Bildung des Kokons durch die Körperwand hindurch in sie eingedrungen sein. Welchen Weg sie in Wirklichkeit wählen, wissen wir bis jetzt noch nicht; doch ist zu betonen, daß die zweite

Möglichkeit jedenfalls mit in Betracht zu ziehen ist. Wie oben erwähnt wurde, findet man die Nematoden auch in dem Bindegewebe unmittelbar unter der Epidermis, so daß es nicht undenkbar erscheint, daß sie während der Bildung oder während des Abstreifens der Kokons durch die Körperoberfläche in diese eindringen könnten. Eine aktive Durchwanderung des Körpers muß jedenfalls wohl angenommen werden, sei es nun, daß die Parasiten auf diese Weise den Körper der Wirtstiere verlassen oder daß sie erst in dessen Geschlechtsausführgänge eindringen und durch diese mit den Geschlechtsprodukten in die Kokons gelangen. Vielleicht ist für die Durchwanderung der Gewebe des Wirtstieres der Mundstachel von Bedeutung. In den Kokons selbst dürfte dann vermutlich die Eiablage und möglicherweise auch schon die Neuinfektion der jungen *Nephelis* erfolgen. Beobachtungen hierüber liegen uns bis jetzt nicht vor. Wir konnten nur noch feststellen, daß gelegentlich bei Untersuchung der lebenden *Myenchus* in Kochsalzlösung Eier aus dem Uterus der Weibchen heraustraten. Allerdings beobachteten wir dies nur in Präparaten, bei welchen möglicherweise der Druck des Deckgläschens an dem Heraustreten der Eier schuld war. Daß es sich jedoch um reife Eier handelte, dürfte daraus hervorgehen, daß sie Richtungskörperchen bildeten. Wir sahen wiederholt zwei frei in der Schale liegende Richtungskörperchen (die anscheinend aus der Teilung des ersten abgeschnürten Körperchens entstanden waren), während ein weiteres im Begriff war, sich von der Oberfläche des Eies loszulösen (Fig. 10 *rk*). Diese Beobachtungen zeigen wenigstens, daß die im Uterus enthaltenen, bzw. aus ihm herausgetretenen Eier reif und befruchtet sind und daß die oben ausgesprochene Vermutung zulässig ist: daß nämlich die Eier normalerweise in den Kokons von *Nephelis* abgelegt würden und sich dort weiterentwickelten, um eventuell schon die jungen auskriechenden *Nephelis* zu infizieren. Indessen bedürfen diese Dinge noch besonderer Untersuchung.

3. Systematische Stellung der Gattung Myenchus.

Die nächsten Verwandten von *Myenchus* dürften wohl zweifellos in den Gattungen *Tylenchus* und *Aphelenchus* zu finden sein, wie namentlich aus dem Besitze des einfachen und ungeknöpften Mundstachels, indessen auch aus andern Tatsachen der Anatomie, so z. B. dem Besitze des hinteren Uterusblindsackes hervorgeht. Von *Tylenchus* unterscheidet sich *Myenchus* vor allem durch das Fehlen der Bursa und des akzessorischen Stückes der Spicula, das fast allen

Tylenchus-Arten zukommt. Von *Aphelenchus* trennt ihn dagegen die solide Beschaffenheit des Mundstachels; doch ist darauf wohl kein großes Gewicht zu legen, da vielleicht nur die Kleinheit des Objektes daran schuld ist, daß das Lumen des Stachels bei *Myenchus* nicht erkannt werden kann, wie dies auch de Man für den Mundstachel von *Tylenchus* vermutet[1]. Was aber *Myenchus* von *Aphelenchus* und *Tylenchus*, wie überhaupt von andern Nematoden unterscheidet, das ist der Besitz der Bauchgrube, die wohl schon für sich allein dazu nötigt, für den Nematoden der *Nephelis*-Muskeln eine besondere Gattung aufzustellen.

Von Bütschli wurde unter dem Namen *Aphelenchus rivalis* ein freilebender Nematode beschrieben[2], der »an Steinen im Main« gefunden wurde. Diese Art besitzt am Hinterende (es wurden nur männliche Tiere beobachtet) ähnlich wie *Myenchus* drei kleine Fortsätze. Man könnte daher auf die Idee kommen, daß *Aphelenchus rivalis* die ins Freie gelangte Form von *Myenchus* sein könnte, eine Vermutung, welche durch das Vorkommen an Steinen im Wasser, an denen ja auch *Nephelis* lebt, eine weitere Stütze erhalten könnte. Indessen beschreibt Bütschli für seine Form ein akzessorisches Stück der Spicula, sowie »zwei deutliche in ziemlicher Entfernung hinter dem After stehende Medianpapillen«. Von beiden, weder von dem akzessorischen Stücke der Spicula, noch von den Medianpapillen, konnte bei *Myenchus* etwas nachgewiesen werden. Andrerseits darf man wohl als ausgeschlossen betrachten, daß Bütschli die Bauchgrube, die so auffällig ist und leicht beobachtet werden kann, hätte übersehen können. Es ist daher wohl auch eine Identität des *Myenchus* mit *Aphelenchus rivalis* auszuschließen.

Da die Gattungen *Aphelenchus* und *Tylenchus* die nächsten Verwandten von *Myenchus* darstellen dürften, so ist deren Parasitismus in einem tierischen Organismus um so bemerkenswerter, als jene beiden Gattungen, soweit mir bekannt, nur freilebende oder in Pflanzen schmarotzende Arten umfassen.

Von besonderem Interesse ist jedoch der intracelluläre Parasitismus von *Myenchus*, namentlich insofern, als diese Art wohl der erste bis jetzt bekannt gewordene Nematode sein dürfte, der innerhalb der glatten Muskelzellen eines Wirbellosen schmarotzt. Denn die wenigen bis jetzt bekannten intracellulären Muskelparasiten aus der Abteilung der Nematoden leben alle in den

[1] Die frei in der reinen Erde ... lebenden Nematoden usw. S. 141.

[2] Beitr. z. Kenntnis d. freileb. Nematoden usw. S. 48. Taf. III, Fig. 16.

quergestreiften Muskelfasern von Wirbeltieren, so *Trichina spiralis*[1], *Trichina anguillae* Bowmann[2], *Ascaris* sp. aus *Talpa europaea*[3] und *Myoryctes weismanni* Eberth[4]. Die letztgenannte Form war bisher, soviel ich sehe, außerdem die einzige *Anguilluliden*-Art, die als intracellulärer Muskelschmarotzer bekannt war. Da alle eben angeführten Formen in quergestreiften Muskeln vorkommen, die stets mehrkernig sind, so dürfte der Parasitismus von *Myenchus*, eines vielzelligen Tieres, in einer einkernigen Muskelzelle immerhin auch dadurch besonders bemerkenswert erscheinen.

Schließlich mag noch darauf hingewiesen werden, daß bis jetzt meines Wissens nur eine Nematodenart als Parasit von Hirudineen beobachtet wurde, nämlich ein unreifer, 1,43 mm langer Nematode, der von Castle[5] in der Leibeshöhle von *Glossiphonia stagnalis* (L.) (*Clepsine bioculata* Sav.) aufgefunden, jedoch nicht genauer beschrieben wurde. Aus Gnathobdelliden scheinen Nematoden bis jetzt nicht bekannt geworden zu sein.

Heidelberg, den 19. November 1903.

---

[1] Von Chatin war die alte Angabe, daß *Trichina* in die Muskelfasern eindringe, angefochten worden. Über die Widerlegung der Chatinschen Ansicht, die durchaus irrtümlich ist, vgl. besonders: R. Hertwig und J. Y. Graham, Über die Entwicklung der Trichinen. In: Münchner Med. Wochenschr. 1895, Nr. 21, sowie J. Y. Graham, Beiträge zur Naturgeschichte der *Trichina spiralis*. In: Arch. mikrosk. Anat. Bd. L. 1897.

[2] Vgl. O. v. Linstow, Compendium der Helminthologie. 1878, S. 271. Es ist mir nicht bekannt, ob die »*Trichina anguillae*« in neuerer Zeit genauer untersucht worden ist.

[3] R. Leuckart, Die menschlichen Parasiten usw. II. Bd. 1876, S. 120. Ferner: A. E. Shipley, On the Nematodes parasitic in the earthworm; in: Arch. de Parasitol. VI. 1902, p. 620: »The whole question of this form seems to require reinvestigation«.

[4] Vgl. C. J. Eberth, Über *Myoryctes weismanni*, einen neuen Parasiten des Froschmuskels; in: diese Zeitschr. Bd. XII. 1863. Die neueren Mitteilungen von J. van Rees sind mir leider nicht zugänglich gewesen (*Myoryctes weismanni*; in: Tijdschr. Nederl. Dierk. Ver. [2] 1. Deel. 1886. — Zijn de Spierfibrillen als gepraeformeerd te beschouwen? in: Maandblad Natuurwet. 1886).

[5] W. E. Castle, Some North American Fresh-water Rhynchobdellidae and their parasites. In: Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll. Vol. XXXVI. No. 2. 1900.

Erklärung der Abbildungen.

Die Figuren wurden unter Benutzung eines ZEISSschen Mikroskops mit dem ABBEschen Zeichenapparat auf Objekttischhöhe entworfen.

Für alle Figuren gültige Bezeichnungen.

A, After;
bg, Bauchgrube;
d, Darm;
dr, Drüsen des Eileiters;
h, Hoden;
l, Lippen;
m, Mund;
n, Kern der Muskelzelle von *Nephelis*;
o, Ovarium;
od, Oviduct;
oe, Oesophagus;
r, Rectum;
rk, Richtungskörperchen;
sp, Spiculum;
st, Mundstachel;
u, Uterus;
u', hinterer Blindsack des Uterus;
v, Vulva;
vd, Vas deferens.

Tafel XXX.

Fig. 1. Geschlechtsreifes weibliches Tier, in seitlicher Ansicht, lebend untersucht in physiologischer Kochsalzlösung. Obj. DD. Comp.-Oc. 8. Vergr. 440.

Fig. 2. Geschlechtsreifes männliches Tier, in seitlicher Ansicht, in physiologischer Kochsalzlösung lebend untersucht. Obj. DD. Comp.-Oc. 8. Verg. 440.

Fig. 3. Vorderende eines etwas gepreßten Tieres. Mundstachel etwas herausgedrückt. Apochromat. 2 mm. Comp.-Oc. 8. Ohne Zeichenapparat.

Fig. 4. Häutungsstadium. Am Vorder- und Hinterende hat sich die Cuticula abgehoben. Obj. DD. Comp.-Oc. 4. Zeichenapparat. Vergr. 220.

Fig. 5. Spicula von der Ventralseite gesehen. Das Tier war unter dem Deckgläschen etwas gepreßt worden. Apochromat 2 mm. Comp.-Oc. 8. Ohne Zeichenapparat.

Fig. 6. Spiculum von der Seite gesehen. Apochromat 2 mm. Comp.-Oc. 8. Vergr. 1000.

Fig. 7. Jüngeres Tier in Muskelzelle. Macerationspräparat. Muskelzelle nur teilweise gezeichnet. Die Unregelmäßigkeit der Konturen der Muskelzellen in dieser und den beiden folgenden Figuren beruht auf der Konservierung. Obj. DD. Comp.-Oc. 6. Zeichenapparat. Vergr. 330.

Fig. 8. Jüngeres Tier in Muskelzelle. Macerationspräparat. Muskelzelle nur teilweise gezeichnet. Obj. DD. Comp.-Oc. 6. Vergr. 330.

Fig. 9. Jüngeres Tier in Muskelzelle. Macerationspräparat. Obj. C. Comp.-Oc. 6. Zeichenapparat. Vergr. 180.

Fig. 10. Reifes Ei. kurz nach der Ablage. In physiologischer Kochsalzlösung. Apochromat 2 mm. Comp.-Oc. 8. Vergr. 1000.

Fig. 11. Hinterende eines Tieres. Apochromat 2 mm. Comp.-Oc. 8. Vergr. 1000.

Zur Kenntnis der Spermatogenese bei den Poriferen und Cölenteraten nebst Bemerkungen über die Oogenese der ersteren.

Von

Wilhelm Görich.

Mit Tafel XXXI und 4 Figuren im Text.

Beim Beginne meiner Untersuchungen hatte ich mir die Aufgabe gestellt, die Oogenese und Spermatogenese der Poriferen zu verfolgen. Bald jedoch gab ich das Studium der Eibildung auf und widmete mich besonders der Spermatogenese, wobei ich meine Untersuchungen anfangs nur vergleichsweise, später eingehender, auch auf die Cölenteraten ausdehnte. Einige von den über die Eibildung gemachten Beobachtungen möchte ich bei dieser Gelegenheit ebenfalls kurz mitteilen. Wegen der Kleinheit der zelligen Elemente war es mir übrigens nicht möglich, alle Einzelheiten der Ausbildung der Spermatozoen zu verfolgen, doch dürften meine Beobachtungen insofern nicht ohne Interesse sein, als über die feineren Vorgänge der Spermatogenese bei den Cölenteraten und besonders den Poriferen noch sehr wenig Genaues bekannt ist.

Als Untersuchungsobjekte dienten mir von Schwämmen *Sycandra raphanus* und *Spongilla fluviatilis*, und von Cölenteraten *Aurelia aurita*, *Chrysaora*, *Nausithoë punctata*, *Euchilota* und *Tubularia indivisa*. Die Konservierung geschah bei den Schwämmen zum Teil mit Sublimat und mit HERMANNscher Lösung, zum Teil mit Alkohol absol. Die Exemplare von *Sycandra* mußten vor dem Einbetten entkalkt werden, während *Spongilla* mit den Nadeln geschnitten wurde. Als Färbemethode benutzte ich fast durchweg HEIDENHAINsches Eisenhämatoxylin, wozu noch bei Doppelfärbungen Bordeaux-Rot oder Magenta-Rot kamen. Die Dicke der Schnitte betrug zwischen 2 bis 5 μ, letztere wurde nie überschritten.

Die Spermabildung der Schwämme untersuchte ich nur auf

Schnitten, diejenige der Cölenteraten zum Teil auch an Strichpräparaten, die mir von Herrn Dr. Tönniges in liebenswürdiger Weise zur Verfügung gestellt wurden, wie ich auch Herrn Professor W. Weltner in Berlin wertvolles, sehr gut konserviertes Material von *Spongilla fluviatilis* verdanke und beiden Herren hier meinen Dank aussprechen möchte. Vor allem aber möchte ich meinem hochverehrten Lehrer Herrn Prof. Dr. Korschelt für die Anregungen und Ratschläge während der Bearbeitung dieses Themas meinen aufrichtigen Dank abstatten.

Bemerkungen über die Oogenese der Poriferen.

Herleitung der weiblichen Geschlechtszellen der Poriferen. Bei meinen anfänglichen Untersuchungen kam es mir zunächst auf die Herleitung der weiblichen Geschlechtszellen der Poriferen an. Schon F. E. Schulze leitet in seiner Abhandlung »Über den Bau und die Entwicklung von *Sycandra raphanus*« die Generationszellen von amöboiden Wanderzellen des Mesoderms ab, indem er sagt: »Ich meinerseits bin der Ansicht, daß die Eier zunächst aus jenen eben beschriebenen, rundlichen amöboider Bewegung fähigen großkernigen Zellen durch einfaches Wachstum aller Teile hervorgehen, die ich bei allen untersuchten Tieren im Mesoderm antraf.«

O. Maas verlegt die Differenzierung der Geschlechtszellen schon in ein sehr frühes Entwicklungsstadium des Schwammes und stellt den Satz auf: »Wir können eine direkte Abstammung der Keimzellen der einen Generation vom Ei nachweisen, indem durch Subtraktion aller somatischen spezialisierten Elemente schließlich eine Anzahl indifferent gebliebener Elemente übrig ist, die Urgeschlechtszellen.«

Wieweit diese erste Differenzierung der Geschlechtszellen rückwärts zu verfolgen ist, konnte ich an dem mir zur Verfügung stehenden Material nicht nachweisen. Die Ausführungen von F. E. Schulze über diesen Punkt finden dagegen in meinen Untersuchungen eine volle Bestätigung. Übergänge von jenen kleinen amöboiden Zellen zu erwachsenen Eizellen kamen auch mir in großer Zahl zu Gesicht. Dieser Übergang ist so allmählich, daß man nie mit Bestimmtheit sagen kann, ob man noch eine amöboide Zelle oder schon eine junge Eizelle vor sich hat.

Wachstum des Eies. In bezug auf die Ausbildung des Eies fand ich durch meine Beobachtungen früher Bekanntes bestätigt, doch möchte ich eine Episode aus der Eibildung etwas näher beschreiben. Durch Nahrungsaufnahme vergrößert die amöboide Zelle ihr Volumen

stark und nimmt nach Verlust ihrer Bewegungsfähigkeit allmählich eine länglich ovale Gestalt an. Diese Volumenzunahme erstreckt sich auch auf den Kern, der schließlich ein helles Bläschen mit stark färbbarem Nucleolus darstellt.

An Exemplaren von *Sycandra raphanus* war es mir möglich, den Vorgang der Nahrungsaufnahme der sich entwickelnden Eizelle genauer zu verfolgen. Die amöboiden Wanderzellen werden nicht alle zu Eizellen, vielmehr dient ein Teil derselben den heranwachsenden Eiern zum Aufbau. In Figg. 1—6 sind die Verhältnisse der allmählichen Verzehrung einer amöboiden Zelle durch eine Eizelle dargestellt. Danach spielt sich dieser Vorgang ungefähr folgendermaßen ab: Eine durch ihre Lage begünstigte junge Eizelle umfaßt wie eine Amöbe eine ihr benachbarte, weniger begünstigte Zelle und zieht sie nach und nach vollkommen in sich hinein. Oft entsendet zu diesem Zwecke die Eizelle nach der Nährzelle — wie ich die kleine Zelle bezeichnen will — einen Fortsatz, wie dies in Fig. 1 dargestellt ist. Anfangs ist bei der Resorption die Membran der Nährzelle noch völlig erhalten, so daß man sie noch deutlich erkennen kann. Fig. 2 zeigt eine solche Nährzelle, die durch die Schnittführung etwas von der Eizelle losgerissen wurde. Sobald sich aber ein größerer Teil derselben im Innern der Eizelle befindet, beginnt hier die Auflösung der Membran (Fig. 3). Bei diesen Vorgängen ist der Kern der Eizelle nicht ohne Mitwirkung, denn auf einigen Bildern zeigte er an der Seite der Nährzelle eine Einbuchtung, an der man häufig fingerförmige Ausläufer unterscheiden konnte (Fig. 4). Im Innern der Nährzelle hat sich inzwischen auch manches geändert. Der Kern, der anfangs noch verhältnismäßig groß und von einem feinen Chromatinnetz durchzogen war, ist stark zusammengegangen. Dabei ballt sich das Chromatin zu dichteren Massen zusammen, so daß der vorher deutlich sichtbare Nucleolus vollständig verschwindet (Figg. 5 und 6). Auffallend war mir, daß in allen Nährzellen neben dem Kern stets ein fast gleich großer stark färbbarer Körper zu sehen war, dessen Natur vielleicht als Nahrungskörper zu deuten ist. Nach und nach ist dann das Protoplasma der Nährzelle vollkommen in das der Eizelle übergegangen, und man erkennt nur noch den Kern und neben ihm jenen eben erwähnten schwarzen Ballen.

Von einem Fressen der Eizelle, wie es bei den Amöben uns entgegentritt, kann man eigentlich hier nicht sprechen, denn dort werden die Nährstoffe in einer Vacuole niedergelegt und allmählich verdaut, während hier das Plasma der Nährzelle völlig von dem der

Eizelle aufgesogen wird, und starke Veränderungen in ihm nicht nachweisbar sind.

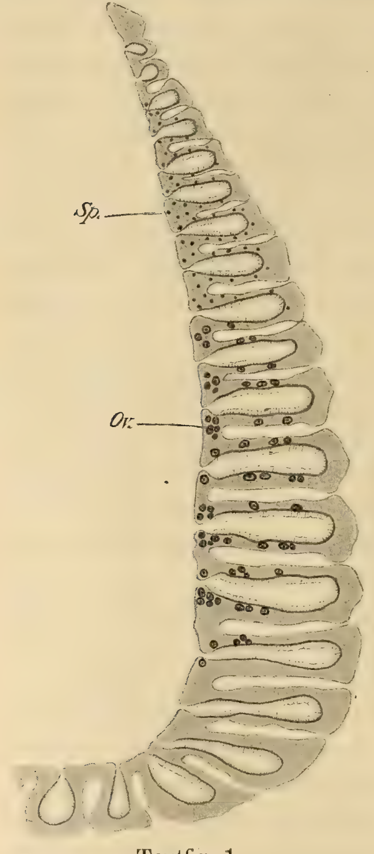
Die Verhältnisse, die uns hier bei *Sycandra raphanus* entgegentreten, ähneln in ihrem ganzen Verlaufe sehr den Erscheinungen, die von andern Autoren bei *Tubularia* beobachtet wurden. Die Schilderungen, die A. Brauer, Doflein und Grönberg von der Eibildung bei *Tubularia* geben, lassen sich mit den oben dargelegten Vorgängen insofern vergleichen, als auch hier für die Ausbildung des Eies eine Anzahl von Zellen verwandt wird, die in früheren Stadien ganz das Aussehen von Keimzellen besitzen. Auch bei *Tubularia* werden die umgebenden Nährzellen ganz vom Ei aufgenommen und in seinem Innern aufgelöst. Dabei verliert es seine amöboide Gestalt, und sein Kern bildet sich zum Keimbläschen um, während die Kerne der Nährzellen allmählich resorbiert werden. Eine Teilung des resorbierten Kernes der Nährzelle, wie sie Doflein bei *Tubularia* gesehen hat, konnte ich bei *Sycandra raphanus* nicht entdecken. Vielmehr deute ich stark färbbare Massen im Innern des Eies als letzte Reste der unterdrückten Nährzellkerne.

Sehr nahe kommen meinen Befunden die Beobachtungen, die Smallwood bei *Pennaria tiarella* gemacht hat. Auch hier entwickelt sich das Ei durch Aufnahme kleinerer umliegender Geschlechtszellen. Die allmähliche Resorption dieser letzteren geht ebenso wie diejenige bei *Sycandra raphanus* vor sich, so daß die Abbildung, die Smallwood von diesem Vorgange gibt, mit den meinigen vollkommen übereinstimmt.

Lage und Verteilung der weiblichen Geschlechtszellen. Wie schon oben flüchtig erwähnt, ist die Lage der Eizellen nicht ohne Einfluß auf ihre ganze Ausbildung. Aus meinen Beobachtungen ergibt sich, daß diejenigen Zellen, die direkt an der Wand des Schwammgewebes liegen, zu Nährzellen, die nach der Innenseite des Gewebes gelegenen dagegen sich zu Eizellen entwickeln. Ich erkläre mir dies so, daß die ersten Zellen von vornherein in ihrer Ausdehnung etwas behindert sind, wogegen den anderen bei ihrer Volumenzunahme nichts im Wege steht, und ihre Ernährung eine bessere ist.

Hieran lassen sich wohl am besten einige kurze Betrachtungen über die Lage und Verteilung der Geschlechtszellen im Schwammkörper knüpfen. Schulze bemerkte in der oben angeführten Arbeit über *Sycandra raphanus* als auffällig, daß: »Diese Zellen zwar in jeder beliebigen Partie der hyalinen Grundsubstanz vorkommen können, besonders reichlich aber von mir in einzelnen ganz bestimmten

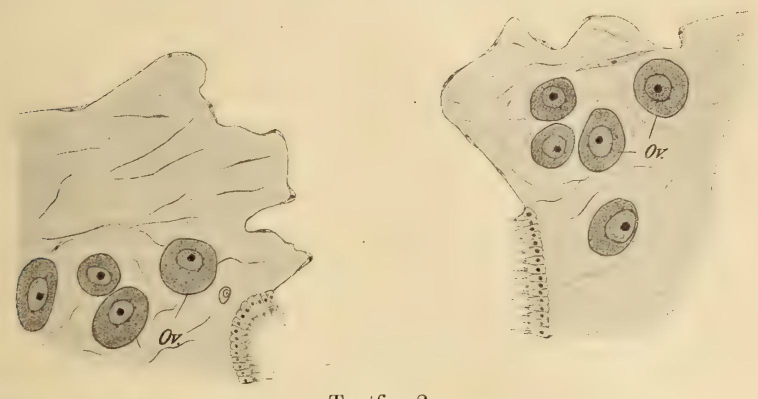
Regionen angetroffen zu werden pflegen. Dahin gehört zunächst die an das Entodermlager der Radialtuben und deren Ausbuchtungen direkt anliegende Grenzschicht, in welcher jene Zellen auf manchen Schnitten bisweilen förmlich reihenweise dem Entodermzellenlager gleichsam außen aufsitzend, immer aber vollständig in die gallertige Grundmasse eingebettet erscheinen. Ferner finden sich die erwähnten Zellen häufig in derjenigen Parenchymmasse des Schwammkörpers, die sich an der Gastralwandung in Form eines dickbalkigen Netzwerkes zwischen den Gastralostien der Tuben oft ziemlich stark entwickelt zeigt. Hier kommen sie dann in der reichlich vorhandenen Grundsubstanz stets regellos zerstreut vor, variieren aber auch in der Zahl bei den einzelnen Individuen bedeutend, ohne daß sich eine bestimmte Beziehung ihrer Zahl zu andern Momenten hätte erkennen lassen.«



Textfig. 1.
Verteilung der Geschlechtsprodukte im Körper von *Sycandra raphanus* (schematisiert). *Ov*, Eier; *Sp*, Spermatozoen.

Mit diesen Angaben stimmen meine Resultate im wesentlichen überein, jedoch kann ich sie in bezug auf die Lagerung der Eier noch etwas erweitern. Zunächst fand ich bei den meisten *Sycandra*-Exemplaren eine ganz bestimmte Grenze, bis zu der sich die Entwicklung und Lagerung der Eier im Schwammkörper vollzieht (Textfig. 1). Es ist dies ungefähr $^2/_3$ der Höhe des ganzen Tieres vom Grunde aus gerechnet. Auch sah ich fast nie in allzugroßer Nähe der Außenwand Eizellen liegen, sondern stets befanden sie sich nach der Gastralhöhle zu. Diese Lagerung wird noch mehr spezialisiert, indem sich besonders an der Mündung der Radiärkanäle in den Gastralkanal die Eizellen zu größeren Massen ansammeln, ein Vorgang, der sich auch an einzelnen Radialtuben zeigt. Eine gewisse Lokalisierung der Eier ist auch von andern Schwämmen

beschrieben worden, so von *Aplysilla violacea*, wo sie sich ebenfalls in Gruppen zusammenlegen. Eine Vereinigung der Eier in einer besonderen Bindesubstanz, wie sie bei *Euspongia officinalis* vorkommt, konnte ich bei *Sycandra raphanus* nicht konstatieren. Hier legen sich vielmehr die Eier an den Ausmündungen der Radialtuben in den Gastralraum nur in der Art zusammen, wie dies in Textfig. 2 zu sehen ist,



Textfig. 2.
Mündung eines Radialtubus von *Sycandra raphanus* in den Gastralraum. Auf beiden Seiten Eianhäufungen.

die zwei solcher Eianhäufungen darstellt. Die Lagerung der Eier in unmittelbarer Nähe des Gastralkanals ist für *Sycandra* insofern die günstigste, als einmal die Eier besser ernährt werden können, und es dann auch den ausschwärmenden Larven auf diese Weise am leichtesten ist, mit dem Wasserstrom in den Gastralkanal und somit nach außen zu gelangen.

Spermatogenese.

1. Poriferen.

Meine spermatogenetischen Untersuchungen der Poriferen erstreckten sich auf *Sycandra raphanus* und *Spongilla fluviatilis*, und zwar verfolgte ich die ersten Teilungen der Samenmutterzellen bei *Sycandra raphanus*, die letzten Reifestadien dagegen bei *Spongilla fluviatilis*.

Herleitung und Lagerung der Samenzellen. Die Frage der frühen Differenzierung der Generationszellen konnte ich, wie schon eingangs gesagt, nicht behandeln und nehme deshalb mit den andern Autoren als Zellen, die den Spermatogonien zum Ursprung dienen, jene amöboiden Wanderzellen an, aus denen auch die Eier sich entwickeln.

Auch in den Samenmutterzellen haben wir es mit stark wachsenden Zellen zu tun, die wie die Eizellen mit einem bläschenförmigen Kern und stark färbbarem Nucleolus versehen sind. Im Gegensatz zu den Eizellen erreichen jedoch die Ursamenzellen keine solche Größe, sondern runden sich bedeutend früher ab.

Wie sich aus meinen Schnittpräparaten ergab, finden sich die Samenzellen von *Sycandra raphanus* im oberen Drittel des Tieres, während, wie oben angegeben, sich die Eier in dem unteren Teile des Tieres entwickeln (Textfig. 1). Bei *Spongilla* traf ich die Spermatocysten fast ausschließlich oberhalb der Hälfte der Schwammdicke. Die Lagerung der Samenzellen bei *Sycandra* ähnelt sehr den Verhältnissen bei *Hydra*, wo sich die Hoden ebenfalls in den oberen Teilen des Tieres anlegen, und die Ovarien tiefer stehen. Bei *Spongilla* wird die Lage der Samenzellen wohl aus Opportunitätsgründen eine solche sein, denn auf diese Weise gelangen die Samenfäden mit dem Wasserstrom schnell nach außen. In Textfig. 1 sind die Verhältnisse bei *Sycandra* eingetragen.

Deckzellen. Schon kurz nachdem sich die Ursamenzellen durch starke Volumenzunahme aus den Wanderzellen herausdifferenziert haben, werden sie von einem hellen Protoplasmasaum kapselartig umgeben. Die Entstehung dieser Hülle — der »Deckzelle« — wurde von Polejaeff bei *Sycandra raphanus* und von K. Fiedler bei *Spongilla* beschrieben. Beide Autoren sind der Ansicht, daß diese Deckzelle sich zugleich mit der Ursamenzelle aus derselben Wanderzelle entwickle, daß beide Elemente Tochterzellen ein und derselben Zelle seien. Nach den Angaben beider Autoren teilt sich der Kern der Wanderzelle in zwei ungleiche Teile. Der kleinere Teil wird zum Deckzellenkern, rückt aus dem Zentrum der Zelle und umgibt sich mit hellerem Protoplasma; der größere Teilkern wird zum Samenzellkern, bleibt in zentraler Lage und wird von dunklerem Protoplasma umlagert.

Dagegen zeigen meine Untersuchungen, daß Deck- und Samenzelle nicht in diesem Verhältnisse zueinander stehen. Beide sind Zellen der mittleren Schicht, aber in Gestalt und Größe voneinander unterschieden. Die Zellen, aus denen sich die Deckzellen entwickeln, sind etwas kleiner als die Samenzellen, und auch ihr Kern bleibt an Größe hinter dem der letzteren zurück; sein Nucleolus ist deutlich in dem dichten Chromatinnetz zu erkennen. Fig. 7 zeigt zwei Zellen, eine amöboide (obere) und eine der eben beschriebenen Art (untere) nebeneinander liegend. Das Cytoplasma der letzteren ist weit

weniger färbbar und zeigt eine feinere Körnelung als das der Samenzelle.

Die Bildung der protoplasmatischen Umhüllung der Samenzelle geschieht durch Umlagerung und ist in Figg. 8—14 dargestellt. In Figg. 8 und 9 sehen wir die Deckzelle — so sei mit POLEJAEFF die hellere Zelle genannt — mützenförmig der Samenzelle aufsitzen. Ihre Ränder sind noch vollkommen frei, und auch das Innere der Deckzelle weist noch keinerlei Veränderungen auf. Allmählich beginnen nun die Ränder der Deckzelle sich fester an die Samenzelle anzulegen, so daß sie an den äußersten Stellen ganz in die Grenzen der letzteren übergehen (Figg. 10 und 11). Die Grenze des Protoplasmas beider Zellen ist jedoch an den Berührungsstellen ebenso deutlich wie zuvor. Das Plasma der Deckzelle schiebt sich nun immer weiter über die Samenzelle, so daß wir am Ende des Umlagerungsprozesses jenen kapselartigen hellen Beleg haben, der die Samenzelle in seinem Innern birgt (Figg. 12 und 13).

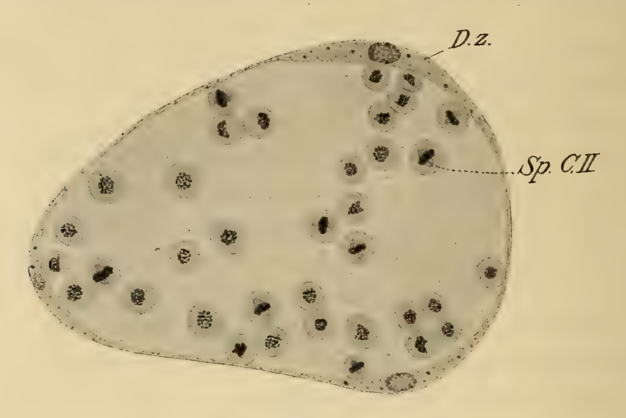
Die den Kern der Deckzelle betreffenden Veränderungen bestehen zunächst in einer Abnahme seines Volumens. Sein Chromatin verdichtet sich und hüllt den Nucleolus vollkommen ein. Deutlich wahrnehmbar war der Kern der Deckzelle noch auf einem Stadium, auf dem die Ursamenzelle sich schon in vier Tochterzellen geteilt hatte (Fig. 14).

Die Form und innere Struktur dieser Deckzellen stimmt im wesentlichen überein mit derjenigen von amöboid beweglichen Zellen, die E. A. MINCHIN bei einigen Species von *Clathrina* beschreibt. Besonders ist es die feine Granulierung des Plasmas und dessen Färbung, die den Deckzellen von *Sycandra raphanus* und jenen »wandering cells« von *Clathrina* gemeinsam ist. Die Zellen, die MINCHIN in Figg. 43—47 Pl. 41 von *Clathrina contorta* darstellt, gleichen sehr denen, die mir bei *Sycandra raphanus* und weiterhin auch bei *Spongilla fluviatilis* zu Gesicht kamen.

Wie das weitere Schicksal der Deckzelle sich bei *Sycandra raphanus* gestaltet, kann ich nicht angeben, da ich die weiteren Studien der Spermatogenese an Exemplaren von *Spongilla* anstellte. Dagegen fand ich bei *Spongilla* Deckzellen von einer Art, wie sie FIEDLER beschrieben hat. Oft nur zu zweien, aber auch zu mehreren, umgeben sie die Spermatocyten als mehr oder minder flächenförmig verbreiterte Zellen, die im Querschnitt gebogenen Spindeln gleichen (vgl. Textfig. 3). An der Stelle, wo der Kern liegt, sind sie am dicksten und flachen sich nach beiden Seiten hin stark ab. Sehr charakteristisch ist das Aussehen dieses Deckzellenkerns; sein Inneres

wird von einem Netz zarter Chromatinfäden durchzogen, in das zahlreiche Kernkörperchen eingelagert sind.

Diese Gestalt des Kerns und dazu noch die Konstitution des Protoplasmas der Deckzellen bestätigen die vorher aufgestellte Behauptung, daß wir es in ihnen ebenfalls mit echten Parenchymzellen wie bei *Sycandra raphanus* zu tun haben. Es finden sich nämlich im ganzen Körper von *Spongilla* Zellen, die in Kern- und Cytoplasmastruktur vollkommen mit derjenigen der Deckzellen übereinstimmen. Dies sind aber dieselben Zellen, die FIEDLER »amöboide Nährzellen« nennt und aus denen er den Follikel des Eies von *Spongilla fluviatilis* entstehen läßt. Daraus ergibt sich also, daß die Cyste, die die Spermatozoen in sich birgt, dem Eifollikel genetisch gleich zu setzen ist.



Textfig. 3.
Spermatocyste von *Spongilla fluviatilis*. *D.z*, Cystenzellen; *Sp.C.II* Spermatocyten zweiter Ordnung.

Über die Teilungsweise und Vermehrung der Deckzellen kann ich nichts aussagen, da ich die betreffenden Stadien trotz aller darauf verwandten Mühe nicht auffinden konnte.

Die **Spermatogenese** untersuchte ich besonders bei *Spongilla fluviatilis*, da die Exemplare von *Sycandra raphanus* zu jung waren, um die ganze Entwicklung bis zur Reife der Spermatozoen verfolgen zu können. Den Befunden der früheren Autoren kann ich jedoch bezüglich der Ausbildung der Spermatozoen einige wichtige Punkte hinzufügen.

Die Spermatogenese verläuft, wie schon erwähnt, in den Spermatocysten. Diese Cysten bestehen aus wenigen Zellen, deren Zahl mit der Vermehrung der Samenzellen zunimmt. So fand ich die jüngeren Cysten aus zwei, die älteren, größeren aus vier bis sechs Zellen bestehend (Textfig. 3).

Die sich mehrfach wiederholende Teilung der Samenzellen liefert immer kleinere Zellengenerationen und geht auf mitotischem Wege vor sich. Innerhalb derselben Spermatocyste weisen alle Kerne meist dieselbe Phase der Teilung auf, und zwar findet man selten einen Kern im Ruhestadium, meist in Knäuelform. Auch die Bildung der Äquatorial- und Tochterplatten sowie die Einschnürung des Zellenleibes konnte man trotz der Kleinheit der Objekte deutlich erkennen. Die Elemente der beiden letzten Teilungen der Samenzellen, die Spermatiden, sah ich öfters eng beieinander liegen.

Den Gang der weiteren Ausbildung beschreibt FIEDLER wie folgt: »Nach der letzten Teilung entsteht aus der Knäuelform des Kerns eine völlig kompakte Chromatinkugel. Dabei wird der Kern natürlich noch etwas kleiner und dichter als vorher und infolge davon nicht nur stärker lichtbrechend, sondern auch durch Farbstoffe noch tiefer färbbar. Die Tinktionsfähigkeit des Protoplasmas ist dagegen im Vergleich zu den Anfangsstadien der Entwicklungsreihe erheblich geringer geworden. Die nächste Umwandlung besteht nun darin, daß dieser kleine Protoplasmarest, der zuvor den Kern mantelförmig umgab, sich ausschließlich an einer Seite desselben ansammelt und hier sich endlich zu dem langen, dünnen Schwanzfaden des Spermatozoons auszieht.«

Diese Darstellung stimmt zum Teil mit meinen Befunden überein, erfährt aber durch sie verschiedene Erweiterungen. Schon zu der Zeit, wo der Kern der Spermatide noch nicht ganz zur Ruhe gekommen ist, bemerkt man an seiner einen Seite zwei kleine Körnchen, die Zentralkörper (Fig. 15). Das eine ist etwas größer als das andre, und beide liegen so, daß ihre Verbindungslinie tangential zur Kernmembran verläuft. In einem weiteren Stadium sind die Zentralkörper vom Kern weg nach der Zellperipherie gerückt und haben sich senkrecht zu ihr gestellt, wobei das kleinere nach innen zu liegen kommt. Die allmähliche Verlagerung der Centrosome ist in Figg. 16—18 dargestellt. Nun beginnt das innere Centrosom nach dem Kern hinzuwandern und bildet hierbei einen feinen Verbindungsfaden nach dem äußeren Centrosom aus. An der Stelle, wo das Centrosom den Kern berührt, ist häufig eine dellenartige Einbuchtung zu erkennen. Fast gleichzeitig legt sich an dem äußeren Centrosom schon ein kleiner extracellulärer Schwanzfaden an (Fig. 18).

Während dieser Vorgänge macht der Kern nur insofern eine Veränderung durch, als sein Chromatin sich mehr und mehr verdichtet.

Dabei wird sein Volumen etwas geringer, während seine Färbbarkeit zunimmt.

An der den Centrosomen gegenüberliegenden Seite des Kerns, oft auch etwas mehr seitlich davon, beobachtet man schon ziemlich früh ein kleines, stark lichtbrechendes Körnchen, das sich von dem Chromatin des Kerns deutlich abhebt. Seine Herkunft festzustellen gelang mir nicht, doch darf man wohl in Analogie mit den spermatogenetischen Vorgängen andrer tierischer Objekte annehmen, daß es auf die Sphäre zurückzuführen ist (Fig. 19).

Alle weiteren Differenzierungen kamen mir erst durch Doppelfärbungen zu Gesicht. Färbt man nämlich mit Bordeaux-Rot die Schnitte kurz vor und mit Eisenhämatoxylin nach, so erkennt man, daß sich unter dem Zentralkörper, der dem Kern anliegt, eine dünne Platte angelegt hat (Fig. 20). Diese verläuft anfangs als schmaler Saum längs der Kernmembran, verdickt sich aber bei der weiteren Ausbildung des Spermatozoons immer mehr. Auch an der vorderen Seite des Kerns hat sich eine ebensolche Platte angelegt, die in ihrer Mitte das oben erwähnte Körnchen trägt.

Dieses vordere Körnchen ändert nun auch seine Gestalt. Während es anfangs kugelig war, nimmt es allmählich die Form eines Kegels an, der sich im Laufe der Entwicklung zu einer feinen Spitze auszieht (Fig. 21). An seiner Basis befindet sich die nunmehr verbreiterte Platte und bildet mit ihm zusammen das Spitzenstück des reifen Spermatozoons.

Die nunmehr sich an der Spermatide vollziehenden Veränderungen beziehen sich auf Lageverschiebungen von Kern und Protoplasma. Die vorher geschilderten Umbildungen am Kern der Spermatide vollzogen sich alle zu einer Zeit, wo dieser noch auf allen Seiten gleichmäßig von Protoplasma umgeben im Zentrum der Spermatide lag. Schon kurz nach der Bildung des Spitzenstücks nimmt der Kern eine exzentrische Lage ein (Fig. 22), so daß das Protoplasma mehr und mehr an den hinteren Teil der Spermatide zu liegen kommt. Oft hatte es hierbei auch den Anschein, als ob sich der Kern an einer Seite der Zellperipherie anlegte, und das Protoplasma sich über die andre Seite nach hinten verschob. So kommt es, daß die im Innern entwickelte Spitze schließlich die Zellgrenze durchbricht, und diese dem vorderen Teile des Kerns fest anliegt (Figg. 23 und 24).

Mit der zunehmenden Länge des Schwanzfadens geht eine Verminderung des Protoplasmas Hand in Hand. Man findet es am Ende der Samenbildung mützenförmig dem hinteren Teile des Spermatozoons

aufgelagert und schließlich im ausgebildeten Samenfaden nur noch als Kuppe am Grunde des sehr langen Schwanzes (Figg. 25 und 26).

Demnach unterscheidet man am reifen Spermatozoon von *Spongilla fluviatilis* einen rundlichen Kopf, dem vorn auf einer Platte befestigt ein Spitzenstück aufsitzt. Zwischen dem Schwanzfaden und dem Kopfe liegt ein Abschnitt, den ich als Mittelstück bezeichnen möchte. Er besteht aus der dem Kopfe anliegenden Platte mit daraufsitzendem Zentralkörper, der durch einen kurzen intracellulären Faden mit dem zweiten, äußeren Zentralkörper verbunden ist.

Ähnliche Differenzierungen am Spermakopfe von *Poriferen* wurden schon von früheren Autoren beschrieben. Bei Kalkschwämmen hat Haeckel, bei *Spongilla* Ganin und Weltner am Kopfe des Spermatozoons das Auftreten eines kleinen Körperchens besprochen, und F. E. Schulze schreibt über die Spermatozoen von *Aplysilla sulfurea*: »Sind die Spermatozoen noch nicht ganz reif, so lassen sich in dem alsdann nicht mehr kugelig gestalteten und stärker aufgetriebenen, aber glatt und scharf konturierten Körper ein oder zwei dunkle Flecken wahrnehmen, von denen gewöhnlich der eine, der kleinere, wie ein stark lichtbrechendes Körnchen aussehend, am vorderen Pole, seltener an der Seite, der andre (nicht immer wahrnehmbare) blassere und etwas größere in der Nähe der Insertionsstelle des Schwanzfadens liegt.« Desgleichen sagt derselbe Autor von *Halisarca lobularis*: »Bei noch nicht ganz ausgebildeten, aber schon zu lebhafter Bewegung befähigten, unreifen Spermatozoen ist das Köpfchen etwas voluminöser, weniger lichtbrechend und mehr kugelig gestaltet. Man erkennt in demselben gewöhnlich seitlich von der Insertionsstelle des Schwanzfadens nahe der Peripherie ein dunkelglänzendes Körnchen, das möglicherweise zur vorderen Spitze des reifen Spermatozoons wird. Zuweilen schien mir auch dicht vor der Insertionsstelle des Schwanzes ein größerer dunkler Fleck in dem sonst hellen, kugeligen Kopfe zu liegen, vielleicht die Anlage des späteren Hinterkopfes.«

Bei einem Vergleich meiner Befunde am Spermatozoon von *Spongilla* mit den Darstellungen F. E. Schulzes würde man das Körperchen am Vorderende des Spermakopfes von *Aplysilla sulfurea* dem Spitzenstück des Spongillaspermatozoons gleichsetzen. Der dunkelglänzende Fleck, der sich vor der Insertionsstelle des Schwanzfadens von *Halisarca lobularis* befand, entspricht dann dem vorher beschriebenen Mittelstück des Samenfadens von *Spongilla*. Auch das von Weltner erwähnte hellglänzende Korn, das sich an verschiedenen Stellen des Spermatozoenkopfes von *Spongilla* befindet, entspricht

möglicherweise dem von mir beschriebenen Spitzenstück, wenn dies allerdings auch mit der von WELTNER angegebenen verschiedenen Lage nicht ganz zu stimmen scheint. Jedenfalls vermag ich für die Bedeutung dieses hellen Korns keine andre Erklärung zu geben.

2. Cölenteraten.

Den spermatogenetischen Untersuchungen der Poriferen schloß ich diejenige einiger Cölenteraten an. Genauer verfolgte ich die Spermatogenese von *Tubularia indivisa* und *Aurelia aurita*, vergleichsweise dann noch diejenige von *Chrysaora* spec., *Euchilota* spec. und *Nausithoë punctata* und *Olindias mülleri*. Diese Untersuchungen wurden sowohl an Schnitten wie an Strichpräparaten angestellt.

Ernährungsverhältnisse im Innern des Hodens.

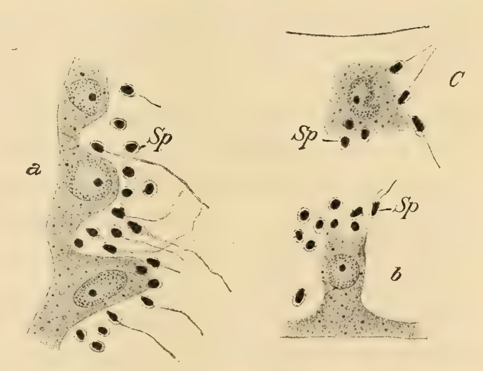
a. Tubularia. Bei *Tubularia indivisa* stieß ich während der spermatogenetischen Untersuchungen auf eigentümlich gestaltete Nährzellen. Der Hoden von *Tubularia* wird nach außen hin von verschiedenen Zellenlagen begrenzt. Unter der Exumbrella und Subumbrella liegt noch eine dritte Zellschicht, deren Elemente größtenteils sehr flach erscheinen. An einigen Punkten wölben sich in größeren oder kleineren Abständen voneinander Zellen über die andern Grenzzellen empor und ragen in den Hoden hinein. Der Kern, der gleichzeitig mit einer solchen Zelle sein Volumen stark vergrößert hat, dreht sich nun um 90°, so daß seine Längsachse senkrecht zur Hodenoberfläche steht (Figg. 28 und 29).

Die vorgewölbte Stelle des Zellleibes zieht sich stetig weiter aus, so daß die Zelle schließlich zipfelförmig in den Hoden hineinragt (Figg. 28 und 29). Die Zellgrenze ist an der Basis sehr deutlich wahrnehmbar und wird nach dem vorspringenden Teile zu immer undeutlicher, bis sie an der Spitze ganz aufgelöst erscheint. Hier liegen auch die meisten Spermatozoen, die sich dicht an die Nährzelle anpressen. Die Auflösung der Zellgrenze vollzieht sich nach und nach bis zum Grunde der Nährzelle, und gleichzeitig beginnt auch das Cytoplasma sich in den Hoden hinein auszubreiten. Figg. 30 und 31 zeigen solche Stadien, bei denen die umliegenden Spermatozoen vollkommen im Plasma der Nährzelle eingebettet liegen.

Mit der allmählichen Auflösung der Zellgrenze und der Ausbreitung ihres protoplasmatischen Inhalts geht die Reduktion des Kernes Hand in Hand. Dieser ist inzwischen mit dem Plasma der Nährzelle ins Innere des Hodens eingedrungen und beginnt nun, an

seinem Rand sich einzubuchten (Figg. 30 und 31). Hat sich alles Protoplasma zwischen die Spermatozoen eingelagert, so zerfällt der Kern, der vorher stark tingierbare Nucleolus löst sich auf, und man sieht schließlich ihre Reste in Form eines kleinen Körnchenhaufens zwischen den Spermatozoen liegen (Figg. 32—34).

b. Euchilota. Dieselben Erscheinungen, wie ich sie eben von *Tubularia indivisa* geschildert habe, traten mir bei der Untersuchung des Hodens von *Euchilota* spec. entgegen. Auch hier erheben sich in Abständen voneinander einzelne Zellen der Hodenwand und ragen schließlich zipfelartig in den Hoden hinein. Dabei rücken ihre Kerne ebenfalls von der Wand des Hodens weg nach dem Innern zu und legen sich zugleich mit dem Cytoplasma der zugehörigen Zelle zwischen die in der Ausbildung begriffenen Spermatozoen. Wie bei *Tubularia* liegen auch hier die Spermatozoen nach der Ausbreitung des Cytoplasmas dieser Nährzellen vollkommen in demselben eingebettet. Der allmähliche Zerfall des Kerns geht fast gleichzeitig mit der Einlagerung des zugehörigen Cytoplasmas zwischen die Spermatozoen vor sich (Textfig. 4). Die Verhältnisse, die wir bei *Tubularia indivisa* gesehen haben, wiederholen sich also in gleicher Weise bei *Euchilota*.



Textfig. 4.

Nährzellen aus dem Hoden von *Euchilota*. *a*, Erhebung einer Nährzelle über ihre Umgebung; *b*, Beginn der Ausbreitung des Cytoplasmas an der Spitze der Nährzelle; *c*, Kern einer Nährzelle im Zerfall; noch von einem Plasmahof umgeben. *Sp*, Spermatozoen.

c. Olindias mülleri. Eine ähnliche Art von Ernährung traf ich in dem Hoden von *Olindias mülleri*. Der Hoden dieser Meduse ist gefächert, indem er von Stützfasern quer durchzogen wird. Innerhalb der einzelnen Fächer geht die Bildung der Spermatozoen so vor sich, daß die Spermatogonien im Innern, die Spermatozoen nach außen zu liegen kommen. Fig. 37 stellt ein Fach des Hodens dar, das auf beiden Seiten von Stützfasern (*St*) und außen vom Hodenepithel (*H.E*) begrenzt ist. Aus letzterem entwickeln sich die Nährzellen, deren Bildung und Resorption in Figg. 35—39 wiedergegeben ist. Fig. 35 zeigt eine Stelle der Hodenwand, an der eine Epithelzelle im Volumen ihre Nachbarzellen übertrifft und in das Hodeninnere sich vorwölbt. Dies ist das erste

Entwicklungsstadium der Nährzellen von *Olindias mülleri.* Nun beginnt eine solche Zelle sich von dem Verbande der übrigen Epithelzellen zu trennen und allmählich sich nach den Geschlechtsprodukten zu schieben (Fig. 37). Bei diesem Vorgang zeigt der Kern oft ganz eigentümliche Formveränderungen, die ganz der Lagerung der sich entwickelnden Genitalprodukte entspricht. Fig. 36 läßt einen solchen Kern erkennen, der eine Spermatogonie mit zwei Fortsätzen zu umfassen scheint. Sehr weit dringen die Nährzellen nicht in das Hodeninnere ein, meist sah ich sie in geringer Entfernung von dem Hodenepithel schon in voller Auflösung begriffen. Diese beginnt damit, daß die Zellgrenze an der Seite, an der die Geschlechtsprodukte liegen, verschwindet. Fast gleichzeitig buchtet sich der Kern an derselben Stelle ein und zeigt hier häufig zackige Erhebungen, wie dies in Figg. 38 und 39 ersichtlich ist. Gerade die letztere zeigt deutlich, wie sich die Auflösung der Nährzelle weiter vollzieht. Ähnlich den geschilderten Vorgängen bei *Tubularia indivisa* und *Euchilota* breitet sich hier das Plasma der Nährzelle zwischen den benachbarten Spermatozoen aus, und der Kern geht durch allmähliche Resorption vollkommen zugrunde. Während aber bei jenen beiden Formen die Auflösung der Nährzellen an der Stelle ihrer Entstehung vor sich geht, wandern die Nährzellen von *Olindias mülleri* von der Hodenwand aus zwischen die Genitalprodukte ein. Je nach der Lage dringen die Nährzellen direkt ins Hodeninnere vor, wie in Fig. 36 dargestellt ist, oder sie schieben sich längs der Stützfasern nach dem Ort ihrer Auflösung hin (Fig. 37).

Die Nährzellen von *Tubularia indivisa* und *Euchilota* erinnern namentlich wegen der Lagerung der Spermatozoen lebhaft an die Basalzellen der Gastropoden, da auch hier die Spermatozoenköpfe in dem Plasma der Nährzelle eingebettet liegen (vgl. Korschelt-Heider, Lehrbuch der vergl. Entwicklungsgesch. Allgem. Teil Figg. 285—286). Die Ernährungsverhältnisse von *Olindias* ähneln sehr denjenigen, die W. Aders von *Aurelia aurita* beschreibt. Hier wie dort wandern die Nährzellen zwischen die sich entwickelnden Geschlechtsprodukte ein und werden von diesen vollkommen resorbiert. Eine Teilung der Nährzellkerne, wie sie dort stattfindet, konnte ich jedoch nicht auffinden, auch ist es nicht wahrscheinlich, daß sie vorhanden ist, da die Verhältnisse hier wesentlich anders liegen.

Samenbildung einiger Cölenteraten.

a. **Aurelia aurita.** Meine Untersuchungen über die Spermatogenese der Cölenteraten begann ich mit *Aurelia aurita*, da bei

dieser Art die Verhältnisse wegen der Größe der Zellenelemente am deutlichsten waren.

Die Bildung der Samenfäden von *Aurelia aurita* beschreibt W. ADERS etwa in folgenden Zügen: »Zumeist befinden sich die Keimzellen in lebhafter Vermehrung, so daß mitunter in den Follikeln überhaupt keine ruhenden Spermatogonien vorhanden sind. Nach dem Innern der Acini zu liegen häufig Gruppen von größeren und kleineren Zellen, die ich als Spermatocyten 1. und 2. Ordnung aufgefaßt habe. Das Chromatin der Spermatocyten 2. Ordnung verdichtet sich zur Anlage des Spermatozoenkopfes, an dessen einem Pole sich das Spitzenstück anlegt in Form eines dunkelgefärbten Kügelchens, das in einer hellen Partie (vermutlich der Sphäre) entsteht, und das mit dem Kern vermittels eines Stieles in Verbindung steht. Am entgegengesetzten Pole des Kerns liegt ein Körnchen, das mit dem Schwanzfaden in engster Verbindung steht, und das als Zentralkörper zu deuten ist. Zwischen dem letzteren und dem Kopf liegt eine hellere Partie, welche von einem zarten, stark dunkelgefärbten Faden, der mit einer Kernplatte, die die Basis des Kopfes bildet, verbunden ist, durchzogen wird.«

Mit diesen Angaben stimmen meine Befunde insofern überein, als sie sich auf die ersten Teilungen der Keimzellen bis zu den Spermatiden beziehen, die Ausbildung der Spermatozoen stellte sich mir jedoch etwas anders verlaufend dar.

Die junge Spermatide zeigt in ihrem Innern einen stark färbbaren Kern, der von hyalinem Protoplasma umgeben ist. Schon kurze Zeit, nachdem der Kern ganz zur Ruhe gekommen ist, erkennt man an der einen Seite der Zellgrenze zwei kleine Körnchen von verschiedener Größe, die Zentralkörper (Fig. 40). Alsbald rückt nun das kleinere von diesen Körnchen nach dem Kern hin und legt sich eng an diesen an. Mit dem zweiten, noch an der Zellgrenze liegenden Körnchen, ist es durch einen Faden verbunden, der beim Auseinanderrücken beider entstanden ist (Fig. 41).

Auf diesem Stadium erkennt man auch schon deutlich auf der entgegengesetzten Seite des Kerns ein stark lichtbrechendes Körnchen, das um so mehr zur Geltung kommt, je mehr sich das Chromatin des Kerns verdichtet. Es wird wohl ebenso wie früher bei *Spongilla* auf die Sphäre zurückzuführen sein. Auch die erste Anlage des Schwanzfadens läßt sich hier konstatieren, der seinen Ursprung an dem äußeren Zentralkörper nimmt.

Auf Schnitten, die mit Eisenhämatoxylin und Bordeaux-Rot be-

handelt waren, ließen sich am Kern verschiedene Differenzierungen erkennen. Zunächst zeigte sich unter dem innern, d. h. dem Kern anliegenden Zentralkörper eine dünne Platte. Dasselbe konnte man auch an dem vorderen Körperchen bemerken, das gleichzeitig seine kuglige Gestalt verloren und sich kegelförmig zugespitzt hatte (Fig. 42).

Von den nun folgenden Veränderungen kommen namentlich diejenigen des Kerns und des Cytoplasmas der Spermatide in Betracht. Der Kern vertauscht in den weiteren Stadien seine kugelige Gestalt mit der eines langgestreckten Ellipsoids, und das Plasma folgt auch seinerseits dieser Formänderung. Bei der weiteren Streckung des Kerns beginnt nun das Cytoplasma sich von der Spitze des Kerns aus an ihn anzulegen. So kommt es, daß schließlich die letzte Masse von Plasma am hinteren Pole des Spermakopfes sich ansammelt, während dessen vorderer Teil und namentlich die dort befindliche Spitze frei von ihm erscheinen (Fig. 43).

Mit der Streckung des Kerns gehen auch Formveränderungen der ihm anliegenden Gebilde Hand in Hand. Während der Kern immer schmäler wird, nehmen die vordere und hintere Platte an Dicke bedeutend zu. Die anfangs kegelförmige Spitze an seinem Vorderende beginnt mehr und mehr in die Länge zu wachsen und stellt schließlich einen verhältnismäßig langen Faden dar (Fig. 44).

Auch der äußere Zentralkörper ist inzwischen voluminöser geworden, und der Schwanzfaden ist mit der Verringerung des Protoplasmas parallel gehend bedeutend gewachsen. Den letzten Rest des Plasmas der Spermatide sehen wir in Form einer Kuppe dem Hinterende des Spermatozoons von *Aurelia* aufsitzen (Figg. 45 und 46).

Hiernach hat das Spermatozoon im ausgewachsenen Zustande einen langen, vorn zugespitzten Kopf, dem ein fadenförmiges Spitzenstück und ein sehr langer Schwanzfaden ansitzt. Auch hier kann man zwischen Kopf und Schwanz ein Mittelstück erkennen, das aus denselben Teilen zusammengesetzt ist wie das Spermatozoon von *Spongilla* (Fig. 47).

Eine Beschreibung des reifen Samenfadens von *Aurelia aurita* gibt schon E. Ballowitz. Er sagt: »Der Kopf ist kurz, zylindrisch und spitzt sich nach vorn allmählich zu. Seinem vorderen Ende sitzt eine feine, sehr lange und deutliche Spitze auf, die bisweilen umgebogen ist, das Spitzenstück. An das hintere, quer abgeschnittene Kopfende schließt sich ein fast kugeliger Körper an, der meist dieselbe Breite hat, wie der Kopf, bisweilen aber auch etwas breiter erscheint. Ohne Zweifel handelt es sich in dem hinteren Abschnitte

um ein Verbindungsstück.« Auch W. ADERS unterscheidet am Spermatozoon von *Aurelia aurita* ein Spitzenstück und ein Mittelstück, an dem er ebenfalls das äußere Centrosom erkennen konnte.

Die Beschreibung, die BALLOWITZ gab, stimmt insofern mit meinen Befunden überein, als auch er ein Spitzen- und Mittelstück erkannte. Auch die von ADERS gegebene Schilderung läßt sich unschwer in den von mir gegebenen Gang einfügen und wird durch meine Untersuchungen bestätigt und namentlich in bezug auf die Bildung des Spitzenstücks erweitert.

b. Tubularia indivisa. Von Hydromedusen habe ich auf Spermatogenese nur *Tubularia indivisa* genauer untersucht. Die hier erhaltenen Bilder ähnelten sehr denjenigen von *Aurelia aurita.* Die Teilungen der Spermatogonien und diejenigen der Spermatocyten 1. und 2. Ordnung gehen auch hier sehr lebhaft vor sich. Auch die sonstige Ausbildung der Spermatozoen gleicht sehr den Vorgängen bei *Aurelia.* Dabei ist jedoch hervorzuheben, daß das Cytoplasma der Spermatide sehr lange um das heranreifende Spermatozoon gelagert ist. Es verschwindet dann so schnell auf den Seiten des Kopfes, daß man keine Übergangsstadien von der Zellenform der Spermatide zum reifen Spermatozoon findet. Im übrigen verläuft aber die Anlage des Spitzen- und Mittelstücks fast ebenso wie bei *Aurelia.*

c. Chrysaora, Euchilota, Olindias mülleri, Nausithoë punctata. Außer den beiden genannten Vertretern der Cölenteraten untersuchte ich, allerdings nur oberflächlich, die Spermabildung von *Chrysaora*, *Euchilota*, *Nausithoë punctata* und *Olindias mülleri* an. Die mir hierbei zu Gesicht gekommenen Stadien ähneln so sehr den Bildern von *Aurelia aurita*, daß ich es mit Gewißheit aussprechen kann, daß sich bei den genannten vier Formen die einzelnen Momente der Spermabildung sehr ähnlich, wenn nicht gleich denen von *Aurelia aurita* abspielen.

Die Bildung des Spitzen- und Verbindungsstückes geht auch bei diesen Formen ebenso vor sich wie bei *Aurelia aurita.* An letzterer beteiligen sich die Zentralkörper, während das Spitzenstück seinen Ursprung einem stark tinktionsfähigen Körperchen verdankt. Das Cytoplasma, das bei *Olindias mülleri* sehr lange den heranreifenden Kopf des Spermatozoons umgibt, wird bei den genannten Formen ganz zur Bildung des Schwanzes verwandt und sitzt nur noch in dem Verbindungsstück als schwacher Rest dem Kopfe an.

Schlußbetrachtung.

Fasse ich die Resultate meiner spermatogenetischen Untersuchungen vergleichend zusammen, so tritt zunächst eine große Übereinstimmung in der Ausbildung des Spermatozoons von *Spongilla fluviatilis* und *Aurelia aurita* zutage. Hier wie dort entstanden aus den Zentralkörpern der intra- und extracelluläre Achsenfaden und das Mittelstück des reifen Spermatozoons. In beiden Fällen kommt ein typisches Spitzenstück zur Ausbildung und der lange Schwanz geht aus dem Protoplasma der Spermatide hervor.

Die Objekte sind zwar nicht besonders geeignet, um alle Einzelheiten der Spermatogenese in demselben Maße zu verfolgen, wie dies bei den neueren spermatogenetischen Untersuchungen an höheren Metazoen und Wirbeltieren möglich war. Jedoch ist aus der hier gegebenen Darstellung ohne weiteres zu entnehmen, daß die Vorgänge der Spermatogenese sich bei diesen niederststehenden Metazoen im Prinzip außerordentlich übereinstimmend mit den von andern Autoren für die höher entwickelten Metazoen geschilderten abspielen.

Zum Vergleiche seien hier einige neuere Arbeiten über Spermatogenese herangezogen. So beschreibt Meves die Histogenese der Samenfäden von *Salamandra maculosa* ungefähr folgendermaßen: »Die Centrosome werden bei der Endphase der Spermabildung zunächst verdoppelt. Während sie erst der Zellwand parallel liegen, drehen sie sich, so daß ihre Achse senkrecht zu derselben steht. Zwischen Kern und Centrosomen liegt die Sphäre in Form eines Balleus. Aus dem größeren Centrosom wächst ein Fädchen nach außen und bildet die erste Anlage des Achsenfadens. Die Centrosome wandern dem Kerne zu, und die Zellmembran buchtet sich ein, da wo der Achsenfaden austritt. Das äußere Centrosom wird ringförmig und der Achsenfaden tritt durch dasselbe hindurch. Das innere Centrosom wird stäbchenförmig und bleibt mit dem äußeren in Verbindung. Der stäbchenförmige Zentralkörper dringt durch die Kernmembran in den Kern ein und bildet hier ein Knöpfchen. An seinem hinteren Teile ist anfangs eine Platte vorhanden, die später verschwindet. Aus dem Knöpfchen entwickelt sich durch Wachstum das Mittelstück.«

Auch K. v. Korff sagt, daß bei der Spermabildung von *Helix pomatia* ein inneres Zentralkorn zu einem Stäbchen auswächst, das

sich dem Kern unmittelbar anlegt und die Anlage des Mittelstücks bedingt. Die gleichen Schilderungen von der Bildung des Mittelstücks geben B. Suzuki bei Selachiern und C. Benda bei Gastropoden, bei denen ebenfalls der intracelluläre Achsenfaden durch das Auswachsen eines Centrosoms zustande kommt.

Mit diesen bei so ganz differenten Vertretern der höheren Metazoen in prinzipiell übereinstimmender Weise sich abspielenden spermatogenetischen Vorgängen lassen sich auch die von mir an Poriferen und Cölenteraten beobachteten Bildungsprozesse durchaus in Übereinstimmung bringen, wie die vorhergehende Darstellung meiner Untersuchungen zeigt.

Marburg, im Dezember 1903.

Literaturverzeichnis.

W. M. Aders, Beiträge zur Kenntnis der Spermatogenese bei den Cölenteraten. Diese Zeitschr. Bd. LXXIV, 1. Heft.

E. Ballowitz, Bemerkungen und spermatologische Beiträge betr. die Tunicaten, Mollusken, Würmer, Echinodermen und Cölenteraten. Monatsschr. f. Anat. u. Phys. 1894.

C. Benda, Über Spermatogenese der Vertebraten und höheren Evertebraten. Arch. f. Physiol. 1898. Heft 4.

A. Brauer, Entstehung der Geschlechtsprodukte und Entwicklung von Tubularia mesembryanthemum. Diese Zeitschr. Bd. LII.

C. Claus, Untersuchungen über die Organisation und Entwicklung der Medusen. Prag-Leipzig. 1883.

F. Doflein, Die Eibildung bei Tubularia. Diese Zeitschr. Bd. LXII.

K. Fiedler, Über Ei- und Spermabildung bei Spongilla fluviatilis. Diese Zeitschrift. Bd. LXVII.

M. Ganin, Zur Entwicklung der Spongilla fluviatilis. Zool. Anz. I. Jahrg. Nr. 9. 1878.

G. Grönberg, Beiträge zur Kenntnis von Tubularia. Zool. Jahrb. Abt. f. Anat. XI. Bd. 1901.

E. Haeckel, Über die sexuelle Fortpflanzung und das natürliche System der Schwämme. Jen. Zeitschr. f. Naturw. Bd. VI. 1871.

F. Hermann, Beiträge zur Kenntnis der Spermatogenese. Mikrosk. Anat. Bd. L. 1897.

O. u. R. Hertwig, Der Organismus der Medusen und seine Stellung zur Keimblättertheorie. Denkschr. d. med. naturw. Gesellsch. Jena. 1880.

K. v. Korff, Zur Histogenese der Spermien von Helix pomatia. Mikrosk. Anat. Bd. LIV. 1899.

Korschelt-Heider, Lehrbuch der vergl. Entwicklungs-Geschichte der wirbellosen Tiere. Allgem. Teil. Jena. 1902.

O. MAAS, Über die Differenzierung von Generations- u. Spermazellen bei Spongien. Verhandl. d. deutsch. zool. Gesellsch. Leipzig. 1894.
Fr. MEVES, Struktur u. Histogenese der Samenfäden von Salamandra maculosa. Mikrosk. Anat. Bd. L. 1897.
E. MINCHIN, Materials for a Monograph of the Ascons. Quart. Journ. of Microsc. Science. London. 1898.
N. POLEJAEFF, Über Sperma u. Spermatogenese bei Sycandra raphanus. Sitz.-Ber. d. Akad. d. Wissensch. Wien. 1882. Bd. LXXXVI.
C. SCHNEIDER, Untersuchungen über die Zelle. Arb. im zool. Institut. Wien. 1891. Bd. IX.
F. E. SCHULZE, Über den Bau u. die Entwicklung der Spongien. Sycandra raphanus Haeckel. Diese Zeitschr. Bd. XXV. Suppl.
—— Familie der Aplysinidae. Ebenda. Bd. XXX.
—— Die Metamorphose von Sycandra raphanus. Ebenda. Bd. XXXI.
—— Familie der Spongidae. Ebenda. Bd. XXXII.
A. SMALLWOOD, Contribution to the Morphologie of Pennaria tiarella. American. Natural. Bd. XXXIII. 1898.
B. SUZUKI, Entstehung des Mittelstücks der Samenfäden bei Selachiern. Anat. Anzeiger. Bd. XV. 1898.
J. THALLWITZ, Über die Entwicklung der männlichen Keimzellen bei den Hydroideen. Jen. Zeitschr. f. Medizin u. Naturw. Bd. XVIII. Jena. 1885.
A. WEISMANN, Entstehung der Sexualzellen der Hydromedusen. Jena. 1883.
W. WELTNER, Der Bau des Süßwasserschwamms. Blätter f. Aquarien- u. Terrarienfreunde. Bd. VII. 1896.

Erklärung der Abbildungen.

Tafel XXXI.

Fig. 1—6. Oogenese von *Sycandra raphanus*. (Imm. 1/18. Oc. 3.)

Fig. 1. *Eiz* Eizelle einen Fortsatz nach der Nährzelle *N.z* entsendend.

Fig. 2. Nährzelle (*N.z*) durch die Schnittführung von der Eizelle (*Eiz*) getrennt.

Fig. 3. Nährzelle zur Hälfte von der Eizelle eingesogen.

Fig. 4. Der Kern der Eizelle entsendet Fortsätze nach der Nährzelle hin.

Fig. 5. Die Nährzelle vollkommen im Innern der Eizelle löst ihre Zellgrenze auf.

Fig 6. Das Plasma der Nährzelle völlig resorbiert. Nur der Nährzellkern *Nz.k* noch sichtbar.

Fig. 7—14. Bildung der Spermatocyste (Deckzelle) von *Sycandra raphanus*. (Imm. 1/18. Oc. 6.)

Fig. 7. Deckzelle (*Dz*) und Spermazelle (*Sp.z*) nebeneinander.

Fig. 8. Erste Anlagerung der Deckzelle an die Samenzelle.

Fig. 9 u. 10. Die Deckzelle mützenförmig aufsitzend.

Fig. 11. Die Umlagerung fast beendet.

Fig. 12—14. Die Spermatocyste gebildet und erste Teilungen der Samenzelle.

Fig. 15—26. Spermatogenese von *Spongilla fluviatilis*. (Imm. 1/18. Oc. 12.)

Fig. 15. Junge Spermatide. *C* Zentralkörper am Kern anliegend.

Fig. 16—17. Die Zentralkörper sind an die Zellperipherie gerückt und haben sich gedreht.

Fig. 18. Erste Anlage des intracellulären Achsenfadens und des Schwanzes.

Fig. 19. Auftreten des Spitzenstücks (*Sph*).

Fig. 20. Bildung der Kernplatten unter dem Spitzenstück und inneren Zentralkörper.

Fig. 21. Das Spitzenstück beginnt seine fädige Gestalt anzunehmen.

Fig. 22—25. Bildung des Mittelstücks (*M.st*).

Fig. 26. Ausgebildetes Spermatozoon von *Spongilla fluviatilis.*

Fig. 27—34. Nährzellen im Hoden von *Tubularia indivisa.* (Imm. $^{1}/_{18}$. Oc. 6.)

Fig. 27. Erste Erhebung einer Nährzelle über das Hodenepithel (*H.E*).

Fig. 28—29. Die Nährzelle ragt in den Hoden hinein und ihre Zellgrenze löst sich an der Spitze auf. *Sp* Spermatozoen.

Fig. 30—31. Das Nährzellplasma (*Nz.pl*) zwischen den Spermatozoen ausgebreitet. *Nz.k* Nährzellkern.

Fig. 32—34. Allmählicher Zerfall des Kerns der Nährzelle.

Fig. 35—39. Nährzellen im Hoden von *Olindias Müll.* (Imm. $^{1}/_{18}$. Oc. 6.)

Fig. 35. Hervorwachsen einer Nährzelle (*Nz*). *H.E* Hodenepithel, *Sp.g* Spermatogonien.

Fig. 36—38. Eingewanderte Nährzellen zwischen heranwachsenden Geschlechtsprodukten. Deformation des Kerns. *Sp.t* Spermatide. *St* Stützfasern.

Fig. 39. Die Nährzelle breitet ihr Plasma zwischen die Spermatiden aus. Auflösung des Zellkerns.

Fig. 40—47. Spermatogenese von *Aurelia aurita.* (Imm. $^{1}/_{18}$. Oc. 12.)

Fig. 40. Junge Spermatide. *C* Zentralkörper.

Fig. 41. Erstes Erscheinen des Spitzenstücks *Sp.h* und Anlage des Achsenfadens.

Fig. 42. Bildung der Basalplatten am Kopfe.

Fig. 43—44. Allmähliche Streckung des Kopfes und Bildung des Mittelstücks (*M.st*). Das Spitzenstück wird fadenförmig.

Fig. 45—46. Übergänge zum reifen Spermatozoon.

Fig. 47. Ausgebildetes Spermatozoon von *Aurelia aurita.* *Sp.st* Spitzenstück; *K* Kopf; *M.st* Mittelstück.

Recherches sur la phylogenèse des Tuniciers.

Développement de l'appareil branchial

par

Charles Julin,

Professeur à l'Université de Liége.

Avec 42 figures.

Pendant un séjour que j'ai fait, au printemps de 1902, à la Station zoologique de Naples, je me suis occupé de compléter les études comparatives que j'avais entreprises naguère sur la blastogenèse de *Distaplia*, des Pyrosomes et des Salpes. Mon but était de rechercher si, comme le prétendent les auteurs qui se sont occupés de cette question en ces dernières années, il est exact qu'il existe des connexions étroites entre les Pyrosomes et les Salpes, d'une part, les Ascidies composées du genre *Distaplia*, d'autre part.

Mes recherches antérieures, en partie publiées (1895), confirmaient, d'une façon générale, la manière de voir défendue par mes prédécesseurs. Elles montraient que, chez la larve de *Distaplia*, il se produit un bourgeon précoce qui, se comportant comme le stolon précoce de l'embryon (Cyathozoide) de *Pyrosoma*, se subdivise transversalement en un petit nombre de tronçons, qui se transforment ensuite en autant de blastozoides, les premiers Ascidiozoides de la jeune colonie.

J'ai consacré une partie de mon récent séjour à la Station zoologique de Naples à étudier, par des recherches suivies et aussi complètes que possible, ce que deviennent les produits de la division du bourgeon larvaire de *Distaplia* et la part qu'ils prennent à l'édification de la jeune colonie. Mes résultats, que je ne tarderai pas à publier, sont, sur certains points, d'accord avec ceux obtenus par mes prédécesseurs et avec ceux que j'ai moi-même exposés en 1895, tandis que, sur d'autres points, ils en diffèrent.

Je me bornerai, pour le moment, à dire que mes études

nouvelles sur la blastogenèse de *Distaplia* m'ont amené aux conclusions suivantes:

1°. L'oozoide, résultant du développement de l'embryon, persiste très longtemps, mais ne devient jamais sexué et s'atrophie plus tard.

2°. Les premiers blastozoides, nés par division du bourgeon larvaire, homologue du stolon prolifère du Cyathozoide des Pyrosomides, du stolon ventral des Doliolides et du stolon des Salpes, deviennent les premiers Ascidiozoides de la colonie. Ils acquièrent des organes sexuels comme les quatre premiers Ascidiozoides de la colonie tétrazoide des Pyrosomes; mais ces organes sexuels ne se forment que tardivement. Avant de devenir sexués, ces Ascidiozoides de première génération engendrent, à leur tour, de nouveaux bourgeons, qui se détachent et deviennent sexués d'une façon plus précoce.

3°. Comme le bourgeon larvaire, les jeunes bourgeons qui proviennent des diverses générations consécutives de blastozoides jouissent du pouvoir de se diviser transversalement. Cette division n'est donc pas exclusivement propre au bourgeon larvaire.

Mais si le bourgeon larvaire de *Distaplia*, comme celui des Pyrosomes et comme le stolon prolifère de la Salpe solitaire, jouit du pouvoir de se subdiviser transversalement pour donner naissance à des blastozoides qui deviennent sexués, en résulte-t-il que *Distaplia* présente des relations génétiques très étroites avec les Pyrosomes et les Salpes? En résulte-t-il notamment qu'il faille ranger les Pyrosomidae parmi les Ascidiens, comme le font certains auteurs?

Telle est la seconde question que je me suis attaché à résoudre.

Dans ce but, je me suis occupé spécialement du développement de la branchie chez ces formes.

On sait, en effet, que: 1°. chez *Salpa* adulte (oozoide aussi bien que blastozoide) il n'existe pas de stigmates branchiaux proprement dits, chacune des deux cavités péribranchiales communiquant avec la cavité branchiale uniquement par un large orifice; 2°. chez l'oozoide de *Pyrosoma* il n'existe jamais ni fentes branchiales, ni stigmates branchiaux; mais chez le blastozoide, la cavité branchiale communique avec chacune des cavités péribranchiales, par l'intermédiaire d'une seule rangée longitudinale de stigmates branchiaux transversaux, longs et étroits; 3°. chez *Distaplia* (oozoide et blastozoide), cette communication s'effectue par 4 rangées transversales de stigmates branchiaux longitudinaux et étroits.

J'ai cherché à établir quelles relations existent entre ces

dispositions si différentes. Dans ce but, j'ai étudié comparativement le développement de l'appareil branchial chez l'oozoide et le blastozoide de *Distaplia*, ainsi que chez le blastozoide de *Pyrosoma* et de *Salpa*. J'eusse désiré compléter cette étude par des recherches sur le développement de l'oozoide de *Pyrosoma* et de *Salpa*. Malheureusement les matériaux que j'ai pu recueillir sur ce sujet — surtout concernant les embryons des Salpes — pendant mon séjour à la Station zoologique de Naples, ont été trop incomplets.

Quoiqu'il en soit, mes recherches, dont je publierai très prochainement les résultats in-extenso, ont établi qu'en ce qui concerne l'appareil branchial, il existe une différence essentielle entre les Salpes et les Pyrosomes, d'une part, *Distaplia* d'autre part. C'est ce que nous allons examiner succinctement.

I. **Distaplia.** 1°. Chez l'embryon de *Distaplia*, les parois épithéliales interne et externe des deux cavités péribranchiales se forment, tout entières, aux dépens de deux invaginations de l'ectoderme.

2°. L'embryon de *Distaplia* passe par une phase, d'assez longue durée, pendant laquelle la cavité branchiale communique, de chaque côté, avec la cavité péribranchiale correspondante par l'intermédiaire de deux orifices, placés l'un derrière l'autre. Ces orifices se forment simultanément mais indépendamment l'un de l'autre. Chacun d'eux est le produit d'un accolement localisé, suivi de perforation, de l'épithélium branchial (endodermique) avec l'épithélium péribranchial interne (ectodermique). Chacun de ces orifices constitue une formation homologue à une fente branchiale de Céphalochordé et de Vertébré.

3°. Tous les stigmates branchiaux des quatre rangées transversales qu'offre, de chaque côté du corps, la branchie de l'oozoide de *Distaplia* complètement développé, sont les produits de subdivisions successives et spéciales des deux fentes branchiales correspondantes. Contrairement à l'opinion défendue par tous mes prédécesseurs, les stigmates branchiaux de l'oozoide de *Distaplia* ne se forment donc pas, chacun individuellement, par une perforation autonome des parois épithéliales branchiale et péribranchiale interne accolées.

4°. Chez le blastozoide de *Distaplia*, les parois épithéliales interne et externe des deux cavités péribranchiales se développent aux dépens de deux évaginations latérales (plissements) de la vésicule interne du jeune bourgeon. En outre, si on le compare au mode de formation qui s'accomplit chez l'oozoide, le processus du développement des 4 rangées

transversales de stigmates branchiaux, que possède chaque moitié de la branchie du blastozoide, constitue un mode de développement, notablement raccourci, de ces organes. A aucun moment de la blastogenèse, en effet, il n'existe deux paires d'orifices répondant aux fentes branchiales de l'oozoide; mais les 4 rangées de stigmates se forment simultanément. Néanmoins les stigmates d'une même rangée transversale quelconque ne naissent pas, comme on l'admet, chacun individuellement par une perforation autonome des épithéliums branchial et péribranchial interne accolés. Ils se forment aux dépens d'une ébauche commune, suivant un processus qui n'est qu'une modalité cœnogénique du mode de formation des stigmates d'une même rangée transversale chez l'oozoide (Voir plus loin).

Or, en dépit des différences que nous montrent, dans leur mode de développement, les cavités péribranchiales et les 4 rangées de stigmates branchiaux, chez l'oozoide d'une part et chez le blastozoide d'autre part, on ne peut pourtant songer à nier que ces formations soient homologues de part et d'autre.

Je conclus de l'ensemble de mes recherches que **Distaplia est un Tunicier pourvu de deux paires de fentes branchiales, subdivisées secondairement en plusieurs (4) rangées transversales de stigmates branchiaux.**

II. **Salpa et Pyrosoma.** 1°. Je n'ai pas de certitude absolue concernant l'origine des parois épithéliales des cavités péribranchiales chez les blastozoides de *Salpa* et de *Pyrosoma.* Toutefois mes observations, quoique incomplètes, m'engagent à conclure provisoirement qu'il est très probable que ces parois se forment, comme dans le bourgeon de *Distaplia* et de toutes les autres Ascidies sociales et composées, aux dépens de deux évaginations latérales (plissements) de la vésicule interne du jeune stolon prolifère.

2°. Quoi qu'il en soit, chez le blastozoide de *Salpa*, chacune des deux cavités péribranchiales ne se met secondairement en communication avec la cavité branchiale que par un seul orifice, large, qui est, sans aucun doute, homologue à une fente branchiale de Céphalochordé ou de Vertébré. En effet, il n'est pas douteux que cet orifice ne soit homologue à celui qui, chez l'oozoide de *Salpa*, fait communiquer la cavité branchiale avec la cavité péribranchiale correspondante. Or, il résulte des observations de Todaro et de Brooks notamment, que chez l'oozoide cet orifice est bien l'homologue d'une fente branchiale de Céphalochordé ou de Vertébré.

Comme celui des Appendiculaires, l'appareil branchial de Salpa ne présente donc qu'une seule paire de fentes branchiales, qui restent indivises pendant toute la durée de la vie.

3°. Chez *Pyrosoma*, l'appareil branchial ne présente, non plus, qu'une seule paire de fentes branchiales; mais l'ébauche de chacune d'elles, consistant en une invagination de l'épithélium péribranchial interne, accolée à une très légère évagination de l'épithélium branchial, est fort allongée. Toutefois, au lieu de se perforer d'un orifice unique, cette longue ébauche se perfore simultanément ou presque simultanément en plusieurs points, équidistants, de son étendue, disposés, les uns en arrière des autres, en une série longitudinale unique. Il en résulte qu'au lieu d'une fente branchiale indivise il se forme, de chaque côté du sac branchial, une rangée longitudinale d'orifices (stigmates branchiaux), qui s'allongent ensuite transversalement. Dans son ensemble, cette rangée unique de stigmates branchiaux représente, en fait, une fente branchiale subdivisée.

Pyrosoma est donc un Tunicier pourvu d'une paire de fentes branchiales subdivisées.

Il est probable qu'il en est de même pour les Doliolides.

Je conclus donc de mes observations qu'en ce qui concerne la valeur morphologique de leur appareil branchial, il existe, entre les Salpes et les Pyrosomes d'une part, *Distaplia* d'autre part, une différence essentielle. Tandis que les Salpes et les Pyrosomes sont, comme les Appendicularides et probablement aussi les Doliolides, des Tuniciers **pourvus d'une seule paire de fentes branchiales**, *Distaplia* est un Tunicier pourvu de **deux paires de fentes branchiales.**

Chez les Appendiculaires, chacune des deux fentes branchiales communique, directement et séparément, avec l'extérieur, par l'intermédiaire d'une courte et étroite cavité péribranchiale, représentée par la portion ectodermique du tube branchial. Chez les Salpes, les deux fentes branchiales restent indivises comme chez les Appendiculaires, mais les deux cavités péribranchiales s'unissent secondairement, en arrière, en un cloaque commun, qui les fait communiquer, l'une et l'autre, avec l'extérieur, par un orifice cloacal unique et médian. Les mêmes rapports des deux cavités péribranchiales avec le cloaque existent chez tous les autres Tuniciers. Mais, chez les Pyrosomides — et probablement aussi chez les Doliolides — chacune des deux fentes branchiales se subdivise pour donner naissance à une rangée unique de stigmates branchiaux.

Chez *Distaplia* enfin, il se forme, non pas une paire unique de fentes branchiales subdivisées, comme c'est le cas chez les Pyrosomides et probablement chez les Doliolides, mais deux paires de fentes branchiales, qui se subdivisent pour engendrer tous les stigmates de la branchie.

Or, on sait depuis longtemps que les Ascidies simples de la famille des *Ascidiidae* et de la famille des *Molgulidae* ainsi que les Ascidies sociales du genre *Clavelina* passent, au cours de leur développement ontogénique, par une phase d'assez longue durée, caractérisée par le fait que la cavité branchiale communique, à droite et à gauche, avec la cavité péribranchiale correspondante, par l'intermédiaire de deux orifices, placés l'un derrière l'autre. Chacun de ces orifices, auxquels on a donné le nom de protostigmates primaires, naît, d'une façon autonome, par une perforation localisée des parois branchiale et péribranchiale interne accolées. Des recherches plus récentes, relatives à des espèces appartenant aux familles des *Ascidiidae* et des *Molgulidae*, ont établi, en outre, que, beaucoup plus tardivement, dans le cours de l'ontogenèse de ces Ascidies simples: 1°. il se forme encore, par le même processus, en arrière du plus postérieur de ces deux orifices, un 3ème protostigmate primaire, de chaque côté du sac branchial; 2°. c'est aux dépens de ces 3 paires d'orifices que se forment tous les stigmates branchiaux, quels que soient leur nombre, leur forme et le nombre des rangées transversales qu'ils constituent chez l'adulte[1].

Mais si ces faits sont bien établis, par contre il n'en est pas de même de la valeur morphologique des protostigmates primaires. Ces orifices, qui font communiquer la cavité branchiale avec les cavités péribranchiales, sont-ils homologues aux fentes branchiales des Céphalochordés et des Vertébrés, ou bien constituent-ils des formations de valeur morphologique différente, propres aux Urochordés?

Les résultats certains que m'avaient fournis mes recherches sur le développement de la branchie de *Pyrosoma* et surtout de *Distaplia* m'amenèrent à entreprendre de nouvelles études sur la formation des cavités péribranchiales, des soi-disant protostigmates primaires et, enfin, des stigmates branchiaux chez des Ascidies sociales ainsi que chez des représentants de chacune des trois familles connues d'Ascidies simples: les Ascidiidae, les Molgulidae et les Cynthiidae.

[1] Ce fait a été établi avec certitude pour les *Molgulidae* par MM. Willey de Selys et Damas et, pour les *Ascidiidae* par M. de Selys.

Ces recherches m'ont conduit aux conclusions générales suivantes, que je me propose de développer un peu plus longuement dans la suite de la présente notice:

1°. Chez l'embryon de toutes les Ascidies simples et sociales que j'ai étudiées, les parois épithéliales interne et externe des cavités péribranchiales sont, comme chez l'embryon de *Distaplia*, tout entières, d'origine ectodermique.

2°. Chez l'embryon de *Clavelina* et de *Perophora*, il apparaît, comme chez l'embryon de *Distaplia*, deux paires de fentes branchiales autonomes et distinctes. C'est à leurs dépens que se forment, par subdivisions successives et régulières, tous les stigmates de la branchie de l'oozoide. Toutefois, le processus suivant lequel s'accomplit la transformation des deux paires de fentes branchiales en les rangées transversales de stigmates branchiaux présente des différences, d'une part chez *Clavelina*, d'autre part chez *Perophora*.

Comme l'oozoide de *Distaplia*, parmi les Ascidies composées, l'oozoide de *Clavelina* ou de *Perophora*, parmi les Ascidies sociales, constitue donc un Tunicier **pourvu de deux paires de fentes branchiales,** qui se subdivisent secondairement de façon à donner naissance à tous les stigmates branchiaux des rangées transversales du sac branchial.

3°. Comme dans le blastozoide de *Distaplia*, chez le blastozoide de *Clavelina* et de *Perophora*, les parois épithéliales interne et externe des deux cavités péribranchiales se développent aux dépens de deux évaginations latérales (plissements) de la vésicule interne du jeune bourgeon. En outre, si on le compare au mode de formation qui s'accomplit chez l'oozoide, le processus du développement des stigmates branchiaux du blastozoide constitue un mode de développement cœnogénique. Pas plus que le blastozoide de *Distaplia*, celui de *Clavelina* et de *Perophora* ne possède jamais deux paires d'orifices répondant aux fentes branchiales de l'oozoide; mais, comme dans le blastozoide de *Distaplia*, il apparaît simultanément, aussi bien chez le blastozoide de *Clavelina* que chez celui de *Perophora*, 4 rangées transversales de stigmates, situées les unes derrière les autres[1]. Néanmoins, les stigmates d'une même rangée transversale quelconque ne naissent pas, comme on l'admet, chacun individuellement,

[1] Chez le blastozoide de *Perophora*, ces 4 rangées transversales de stigmates branchiaux deviennent, comme chez *Distaplia*, les 4 rangées définitives de l'adulte. Chez le blastozoide de *Clavelina*, il se forme, en outre, aux dépens des rangées antérieure et postérieure, de nouvelles rangées transversales (voir plus loin).

par une perforation autonome des épithéliums branchial et péribranchial interne accolés.

En dépit de ces différences que nous montrent, dans leur mode de développement, les cavités péribranchiales et les rangées transversales de stigmates branchiaux, chez l'oozoide d'une part et chez le blastozoide d'autre part, on ne peut pourtant songer à nier que ces formations soient homologues de part et d'autre.

Je conclus donc que, comme *Distaplia*, **Clavelina et Perophora sont des Tuniciers pourvus de deux paires de fentes branchiales, subdivisées en plusieurs rangées de stigmates branchiaux.**

4°. Chez toutes les Ascidies simples que j'ai étudiées et qui appartiennent aux trois familles du groupe (Ascidiidae, Molgulidae et Cynthiidae), il se forme, au cours de l'ontogenèse, trois paires de soi-disant protostigmates primaires, qui ont, en réalité, la valeur morphologique de trois paires de fentes branchiales. Les deux premières paires de fentes branchiales apparaissent successivement (*Styelopsis*) ou simultanément (*Phallusia*, *Ascidia*, *Ciona*, *Lithonephrya*, *Molgula*). Quand elles naissent successivement (*Styelopsis*), la paire antérieure apparaît avant la paire postérieure. Ce n'est que tardivement, chez la jeune Ascidie fixée, qu'il se forme, par le même processus, une 3ème et dernière paire de fentes branchiales, en arrière de la 2ème paire formée.

C'est aux dépens de ces trois paires de fentes branchiales que, chez toutes les Ascidies simples étudiées jusqu'à ce jour, se forment, suivant un processus qui offre d'ailleurs des variations d'ordre secondaire, d'abord des protostigmates (protostigmates secondaires de M. de Selys), puis, tous les stigmates de la branchie de l'adulte.

Je conclus donc que **toutes les Ascidies simples, dont le développement a été étudié jusqu'à ce jour, sont des Tuniciers pourvus de trois paires de fentes branchiales.**

Sans vouloir entrer, pour le moment du moins, dans les détails de ces questions, je désire pourtant résumer mes observations relatives aux trois points principaux que j'ai touchés dans l'exposé très succinct qui précède. Ce sont:

I. La formation des cavités péribranchiales, des deux premières paires de fentes branchiales et du cloaque chez l'embryon des Ascidiens.
II. La formation des stigmates branchiaux chez les Tuniciers.
III. Quelques considérations générales concernant l'histoire phylogénique des Tuniciers.

I. Formation des cavités péribranchiales, des deux premières paires de fentes branchiales et du cloaque chez l'embryon des Ascidiens.

J'ai étudié: 1. parmi les Ascidies simples: des Ascidiidae (*Phallusia mamillata*, *Ascidia mentula*, *Ciona intestinalis*); des Molgulidae (*Lithonephrya eugyranda*, *Molgula occulta*); un représentant de la famille des Cynthiidae (*Styelopsis grossularia*); 2°. parmi les Ascidies sociales: *Clavelina Rissoana*, *Cl. lepadiformis*, *Perophora Listeri*; 3°. parmi les Ascidies composées: *Distaplia magnilarva*, *D. rosea.*

A. Formation des cavités péribranchiales. 1. Chez toutes ces espèces, je l'ai dit déjà, les parois épithéliales interne et externe des cavités péribranchiales sont d'origine ectodermique (voir fig. 1 à 3 et fig. 6).

2. Chez toutes ces espèces, les premiers indices de la formation des deux cavités péribranchiales apparaissent au même moment de l'ontogenèse: lorsque s'ébauchent les diverses parties constitutives du tube digestif ainsi que l'organe cardio-péricardique; lorsque la partie antérieure, renflée, du tube nerveux commence à sa différencier en tube hypophysaire, vésicule sensorielle et ganglion du tronc, mais avant qu'apparaissent les premières granulations de pigment sensoriel.

3. Tandis que chez les Ascidiidae, les Ascidies sociales et les Ascidies composées que j'ai étudiées, il se forme deux invaginations (invaginations péribranchiales), distinctes et symétriques, de l'ectoderme, chez les Molgulidées et la Cynthiadée que j'ai étudiées, le point d'invagination est unique, médian et dorsal. Néanmoins, ce point d'invagination unique se continue avec deux diverticules latéraux, symétriques, correspondant par leur situation aux deux invaginations ectodermiques latérales des autres Ascidiens.

4. Chez tous les Ascidiens que j'ai étudiés le ou les deux points d'invagination de l'ectoderme siègent immédiatement en arrière du futur ganglion du tronc. Parmi les espèces que j'ai observées et qui montraient deux points d'invagination bien distincts, celles dont l'œuf est petit et peu chargé de vitellus (*Phallusia mamillata*, *Ascidia mentula*, *Ciona intestinalis*) nous montrent les deux points d'invagination beaucoup plus écartés l'un de l'autre et, par conséquent, de la ligne médio-dorsale, que les espèces dont l'œuf est plus volumineux et contient plus de vitellus. Parmi ces dernières il convient de

distinguer encore à ce point de vue. C'est ainsi que chez *Clavelina* et *Perophora*, dont l'œuf est beaucoup moins volumineux et contient beaucoup moins de vitellus que celui de *Distaplia*, la distance qui sépare les deux points d'invagination des ébauches péribranchiales est plus grande que chez cette dernière espèce.

5. Chez tous les Ascidiens que j'ai étudiés et qui montraient deux points d'invagination bien distincts, les deux invaginations

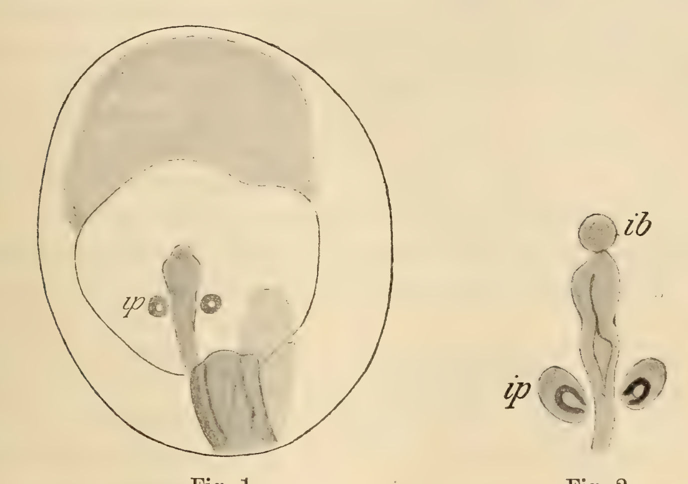


Fig. 1. *Distaplia magnilarva.* Embryon, vu par la face dorsale. *ip*, invagination péribranchiale.
Fig. 2. *Distaplia magnilarva.* Embryon (fragment), vu par la face dorsale. *ip*, invagination péribranchiale, début de la formation des deux sacs péribranchiaux; *ib*, invagination buccale.



Fig. 3. *Distaplia magnilarva.* Embryon (fragment), vu par la face dorsale. *p*, les deux sacs péribranchiaux.
Fig. 4. *Distaplia magnilarva.* Embryon (fragment), vu par la face dorsale. *p*, les deux sacs péribranchiaux; *I* et *II*, ébauches des deux paires de fentes branchiales.

péribranchiales, en s'accroissant, s'insinuent progressivement tant dorso-ventralement que dans le sens antéro-postérieur, entre l'épiderme et l'épithélium branchial, de façon à constituer deux sacs

péribranchiaux, dont les parois épithéliales sont d'origine purement ectodermique. A chacun de ces sacs il y a lieu de distinguer: une paroi interne ou profonde, une paroi externe ou superficielle, un bord ventral, un bord dorsal, un bord antérieur et un bord postérieur. Les parois interne et externe sont lâchement adjacentes respectivement à la paroi branchiale et à l'épiderme. Suivant les quatre bords signalés, les parois interne et externe se continuent l'une avec l'autre, sauf sur une petite étendue, qui répond au point d'invagination (orifice péribranchial) et qui siège au bord dorsal du sac péribranchial. A ce niveau, la paroi interne de ce sac se continue, par l'intermédiaire de la lèvre interne de l'orifice péribranchial, avec la partie correspondante de l'épiderme, interposée entre les deux orifices péribranchiaux, la paroi externe du sac se continuant, par l'intermédiaire de la lèvre externe de l'orifice péribranchial, avec le restant de l'épiderme.

B. Formation des deux premières paires de fentes branchiales (Figg. 4, 5, 7 et 8). 1. Chez tous les Ascidiens que j'ai étudiés les ébauches des premières fentes branchiales apparaissent lorsque se montrent les premières granulations de pigment sensoriel dans la vésicule cérébrale.

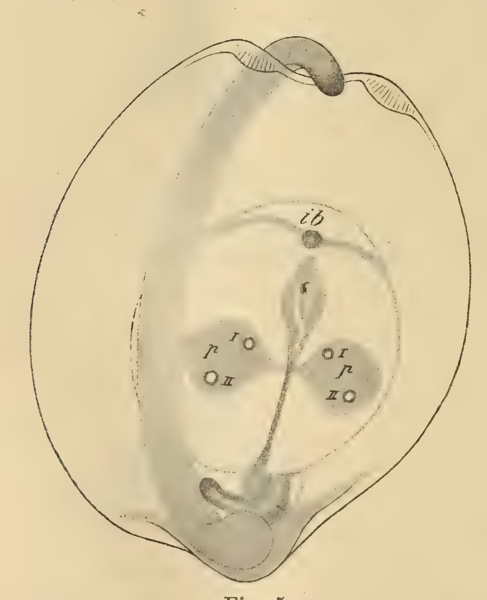


Fig. 5.
Distaplia magnilarva. Embryon vu, un peu obliquement, par la face dorsale. Les deux paires de fentes branchiales (*I* et *II*) viennent de se perforer.

Chez *Styelopsis*, les ébauches de la première paire de fentes branchiales se forment seules à ce stade; celles de la seconde paire n'apparaissent que plus tard, peu de temps avant l'éclosion de la larve. Chez toutes les autres espèces que j'ai observées, les ébauches des deux premières paires se montrent simultanément.

De chaque côté du plan médian, l'ébauche de la 1ère fente branchiale (fig. 4, *I*) apparaît vers le milieu du bord antérieur et l'ébauche de la 2ème fente branchiale (*II*), vers le milieu du bord postérieur du sac péribranchial correspondant. Tandis que dans tout le restant de son

étendue la paroi péribranchiale interne n'est que lâchement adjacente à la paroi branchiale, au niveau de l'ébauche de chacune des fentes branchiales futures l'épithélium branchial (d'origine endodermique), épaissi en un épithélium cylindrique simple suivant une zone circulaire, s'évagine (fig. 7) de telle sorte que le fond de l'évagination est intimement accolé à l'épithélium péribranchial interne (d'origine ectodermique). Un peu plus tard (fig. 5), au centre du fond de l'évagination (fig. 8), apparaît, entre des cellules contiguës des deux épithéliums accolés, un tout petit pertuis ou canalicule linéaire, qui, prolongeant la cavité d'évagination perpendiculairement aux surfaces épithéliales accolées, fait communiquer la cavité branchiale avec la cavité péribranchiale correspondante. Plus tard encore, le calibre de ce canalicule s'accroît par écartement des cellules épithéliales qui le délimitent, et ainsi se trouve constituée la fente branchiale. La paroi de cette fente, actuellement circulaire, est, dans la presque totalité de son étendue, formée par des cellules épithéliales cylindriques d'origine branchiale ou endodermique; seules quelques cellules surbaissées, délimitant le pourtour de la lèvre externe ou péribranchiale de la fente, sont d'origine péribranchiale ou ectodermique. Seules les cellules cylindriques, d'origine endodermique, deviendront ciliées ultérieurement.

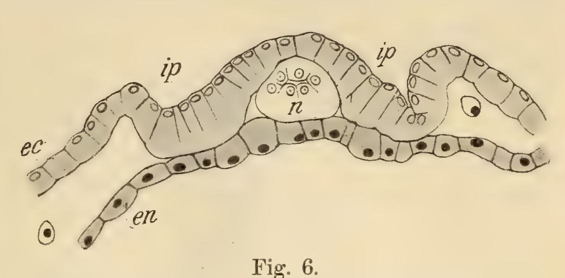


Fig. 6.

Distaplia magnilarva. Embryon. Partie dorsale d'une coupe transversale passant par les deux invaginations péribranchiales, *ip*. Stade correspondant à la fig. 1. *ec*, ectoderme; *en*, endoderme; *n*, système nerveux central.

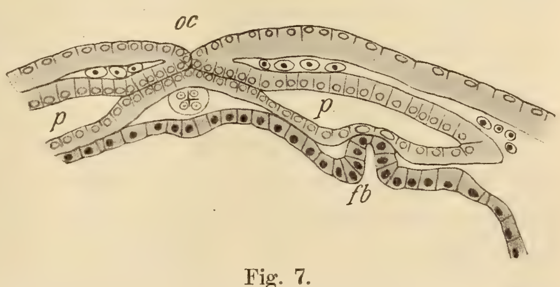


Fig. 7.

Distaplia magnilarva. Embryon. Partie dorsale d'une coupe transversale, passant par l'orifice cloacal (*oc*), les sacs péribranchiaux (*p*) et l'ébauche d'une fente branchiale (*fb*). Stade correspondant à la fig. 4.

2. C'est à ce stade du développement qu'éclôt la larve de toutes les Ascidies simples que j'ai étudiées *Phallusia mamillata*, *Ascidia mentula*, *Ciona intestinalis*, *Lithonephrya eugyranda*, *Molgula occulta*

et *Styelopsis grossularia.* Toutefois il convient d'établir une distinction en ce qui concerne cette dernière espèce. Tandis que la larve des autres espèces que je viens de citer est, au moment de l'éclosion, pourvue des deux premières paires de fentes branchiales perforées, quand la larve de *Styelopsis* éclôt, seules ses fentes branchiales de la 1ère paire sont perforées et même déjà assez allongées perpendiculairement à l'endostyle, tandis que les fentes de la 2ème paire ne sont encore qu'à l'état d'ébauches très courtes, non perforées.

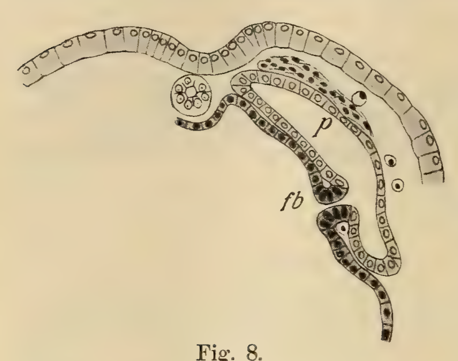


Fig. 8.
Distaplia magnilarva. Embryon. Fragment d'une coupe transversale passant par une fente branchiale perforée (*fb*). Stade correspondant à la fig. 5.

D'autre part, au moment de l'éclosion, les larves de *Phallusia mamillata*, d'*Ascidia mentula* et de *Ciona intestinalis* sont — et resteront longtemps encore après leur fixation — pourvues des deux orifices péribranchiaux distincts et assez écartés l'un de l'autre. Par contre, au moment de leur éclosion, les larves de *Lithonephrya*, de *Molgula* et de *Styelopsis* sont déjà pourvues de leur orifice cloacal, qui n'est autre d'ailleurs que l'orifice d'invagination primitif et commun des deux sacs péribranchiaux.

Quant aux embryons de *Clavelina*, de *Perophora* et de *Distaplia*, ils sont encore loin d'éclore au moment où les deux paires de fentes branchiales sont perforées, c'est à dire au stade correspondant à l'éclosion de la larve des Ascidies simples. Mais les transformations que subissent leurs fentes branchiales à partir de ce stade sont du ressort de la formation des rangées transversales de stigmates branchiaux, de sorte que nous les examinerons dans le § suivant.

C. Formation du cloaque. Le moment de l'ontogenèse où se forme le cloaque et plus spécialement le moment où l'orifice cloacal est constitué varient chez les diverses espèces que j'ai étudiées. Chez les Ascidiidae cela ne se réalise que longtemps après l'éclosion, non seulement après que la 3ème paire de fentes branchiales s'est formée, mais même quand, aux dépens des fentes branchiales ont commencé à se former les rangées primitives de stigmates branchiaux. Chez les Ascidies sociales que j'ai observées (*Clavelina* et *Perophora*), le cloaque et l'orifice cloacal se forment vers le moment de l'éclosion

de la larve. Si l'on prend ce moment de l'éclosion comme terme de comparaison, il existe donc une différence entre les Ascidiidae et les Ascidies sociales et il existe même une différence entre *Clavelina* et *Perophora*, attendu que chez *Perophora* le cloaque et l'orifice cloacal unique sont formés avant l'éclosion de la larve, tandis que chez *Clavelina* ils se forment, soit au moment même de l'éclosion, soit immédiatement après l'éclosion. Mais cette différence n'existe plus si l'on prend comme terme de comparaison l'état de développement de la branchie. En effet, le cloaque et l'orifice cloacal se forment chez les Ascidies sociales que j'ai étudiées, tout comme chez les Ascidiidae, quand les fentes branchiales sont très sensiblement au même stade de leur transformation en les rangées primitives de stigmates.

Par contre, chez *Distaplia* (Fig. 7), le cloaque et l'orifice cloacal se forment d'une façon plus précoce, au moment même où, chez l'embryon, se perforent les deux paires de fentes branchiales. Enfin, chez les Molgulidae et chez *Styelopsis*, cette formation est encore plus précoce, puis qu'elle se confond avec celle des deux sacs péribranchiaux.

Quoi qu'il en soit de ces différences concernant le moment de leur apparition, la cavité cloacale et l'orifice cloacal se développent essentiellement de la même manière chez tous les Ascidiens dont les ébauches des deux cavités péribranchiales sont distinctes.

Leur mode de formation consiste essentiellement dans le fait que les deux orifices péribranchiaux se rapprochent du plan médian pour finir par se confondre en un orifice cloacal unique. Ce processus comprend, en réalité, deux phénomènes qui s'accomplissent d'une façon concomitante: d'une part, un mouvement de descente, une sorte d'invagination, de la partie de l'épiderme dorsal comprise entre les deux orifices péribranchiaux; d'autre part, le soulèvement des lèvres externes des orifices péribranchiaux, suivi de leur union dans le plan médian.

Il se produit pourtant des différences accessoires. Lorsque, comme c'est le cas chez les Ascidiidae, la distance qui sépare les deux orifices péribranchiaux est notable, le phénomène d'invagination de la bande épidermique, assez étendue, qui sépare les deux orifices péribranchiaux est plus apparent, plus marqué que lorsque cette distance est moindre et la bande épidermique plus restreinte (*Clavelina*, *Perophora* et surtout *Distaplia*). En outre, quand le processus de formation du cloaque et de l'orifice cloacal s'accomplit pendant le développement embryonnaire (*Perophora*, *Distaplia*), alors (fig. 7) les épithéliums qui constituent

respectivement le plancher et la voûte de la cavité cloacale, c'est à dire la bande épidermique dorsale invaginée et la partie de l'épithélium péribranchial externe avoisinant les lèvres externes des orifices péribranchiaux, s'accolent très intimement au point de paraître soudés, et cette disposition persiste pendant une partie du développement embryonnaire. Or, fait à signaler, cette union intime entre les parois du cloaque existe aussi chez les Molgulidae et chez *Styelopsis*. Il en résulte que chez les espèces où la formation du cloaque et de l'orifice cloacal a lieu au cours du développement embryonnaire, le cloaque est, pendant une période plus ou moins longue, représenté par une fente virtuelle, l'orifice cloacal étant aussi virtuel, tandis que les cavités péribranchiales sont constamment réelles. Plus tard, dans la dernière période du développement embryonnaire, les parois épithéliales du cloaque se décollent et la cavité cloacale devient réelle. Enfin, ce n'est que plus tard encore, soit au moment de l'éclosion, soit même au début de la métamorphose, que l'orifice cloacal, dont les lèvres s'étaient soudées, s'ouvre définitivement.

Ces particularités, qui ne sont pas sans offrir la plus grande analogie avec l'occlusion secondaire et transitoire du sac conjonctival (soudure de l'épithélium des bords libres des paupières) et des orifices externes des fosses nasales chez certains mammifères pendant la vie fœtale, ne se présentent nullement chez les espèces d'Ascidiens où la formation du cloaque et de l'orifice cloacal s'effectue après l'éclosion de la larve. Elles sont manifestement d'ordre secondaire et en corrélation avec le fait que cette formation s'accomplit pendant la vie embryonnaire.

II. Formation des stigmates branchiaux chez les Tuniciers.

On admet actuellement qu'il existe deux modes de formation distincts des stigmates branchiaux chez les Tuniciers. L'un est caractérisé par le fait que les stigmates d'une même rangée transversale se forment par divisions d'une fente qui, au préalable, s'allonge transversalement (dans le sens dorso-ventral), constituant alors un protostigmate (protostigmate secondaire de M. de Selys). L'autre serait caractérisé par le fait que chaque stigmate d'une même rangée transversale se formerait par une petite perforation locale, autonome et distincte, des parois épithéliales branchiale et péribranchiale interne accolées.

Le premier mode, qui a été signalé pour la première fois par

M. Ed. van Beneden et moi-même, a été décrit ensuite par MM. Garstang, Willey, Seeliger, de Selys et Damas chez les Ascidiidae, les Molgulidae et les Cynthiidae parmi les Ascidies simples, ainsi que chez l'oozoide des Botryllidae et des Polystyelidae, parmi les Ascidies composées. M. Garstang a admis, en outre, que les stigmates branchiaux transverses qui siègent, disposés en une série longitudinale, sur chacune des parois latérales du sac branchial de *Pyrosoma* sont, en réalité, des protostigmates non subdivisés en stigmates. Mais, tandis que MM. Ed. van Beneden, Seeliger, Garstang et moi-même admettions qu'il se forme, au cours de l'ontogenèse, autant de protostigmates distincts et autonomes qu'il y aura, plus tard, de rangées transversales de stigmates branchiaux, MM. Willey, de Selys et Damas ont établi que chez les Ascidiidae et les Molgulidae, il ne se forme jamais que 6 protostigmates (protostigmates secondaires de MM. de Selys et Damas) de chaque côté du sac branchial, ces protostigmates provenant, par couples, de 3 fentes primitives (protostigmates primaires de MM. de Selys et Damas).

Par mes recherches actuelles: 1°. je confirme les observations de MM. de Selys, Damas et Willey, en ce qui concerne la formation des 6 paires de protostigmates chez les Molgulidae et celles de M. de Selys chez les Ascidiidae; 2°. j'établis que chez les Cynthiidae (*Styelopsis*) le nombre des paires de protostigmates devient secondairement plus considérable et je montre qu'elles dérivent néanmoins toutes de 3 paires de fentes branchiales, comme chez les Molgulidae et les Ascidiidae; 3°. j'établis donc que dans les 3 familles d'Ascidies simples les protostigmates, quel que soit leur nombre, dérivent tous de 3 paires de fentes branchiales; 4°. je démontre, enfin, que les stigmates transverses de *Pyrosoma* ne sont pas les homologues des protostigmates des Ascidiens, mais sont bien des stigmates branchiaux.

Quant au 2ème mode de formation des stigmates branchiaux, mentionné plus haut, on admet qu'il se réalise, non seulement chez l'oozoide de *Distaplia*, de *Clavelina* et de *Perophora*, mais encore dans le blastozoide des Ascidies sociales et composées.

Or, mes recherches actuelles démontrent que ce second mode de formation des stigmates branchiaux n'existe pas. J'ai pu établir, entre les deux termes extrêmes représentés respectivement par le processus qui s'accomplit chez *Clavelina* (oozoide) et les Ascidies simples, et par celui qui se passe dans le blastozoide des Ascidies sociales et composées, toute une série de modalités qui constituent

des transitions graduelles entre eux. C'est de cette importante question que je désire m'occuper maintenant.

Il serait rationnel de décrire en premier lieu ce qui se passe chez le blastozoide de *Pyrosoma*, puis chez l'oozoide de *Clavelina*, attendu que chez eux la paire ou les deux paires de fentes branchiales se transforment directement en la rangée unique (*Pyrosoma*) ou en les deux rangées primitives (*Clavelina*) de stigmates branchiaux, sans qu'il se produise jamais d'éléments correspondant aux protostigmates des Ascidies simples, tandis qu'il s'en produit, au contraire, chez l'oozoide de *Distaplia* et de *Perophora*. Des considérations didactiques m'engagent à adopter pour l'exposé résumé de mes observations l'ordre suivant: 1. oozoide de *Clavelina;* 2. Ascidies simples; 3. oozoide de *Distaplia;* 4. oozoide de *Perophora;* 5. blastozoide des Ascidies sociales et composées; 6. blastozoide de *Pyrosoma.*

1. Formation des stigmates branchiaux chez l'oozoide de Clavelina Rissoana.

A. Formation des deux rangées transversales primitives[1]. 1. Lorsque, chez l'embryon, les deux paires de fentes branchiales se sont perforées, chaque fente constitue un orifice circulaire, qui ne tarde pas à s'allonger à peu près transversalement (fig. 9). Elle se divise ensuite en deux tronçons égaux, qui prennent bientôt la forme de croissants transverses (fig. 10) à concavité dirigée vers le sinus sanguin transverse rudimentaire, qui sépare les deux fentes branchiales d'un même côté du corps. La concavité des deux croissants transverses de la 1ère rangée, dérivant de la 1ère fente branchiale, est donc tournée en arrière, tandis que la concavité des deux croissants transverses de la 2ème rangée, dérivant de la 2ème fente branchiale, est tournée en avant.

Plus tard encore (fig. 11), chacun de ces croissants se divise, perpendiculairement à son axe transversal, en 2 stigmates égaux, de forme circulaire, dont l'ouverture est très petite. Le croissant

---

[1] J'entends par rangée transversale primitive l'ensemble des stigmates qui, disposés en une même rangée transversale à un moment du développement, proviennent de divisions successives, perpendiculaires à l'axe transversal (dorso-ventral), d'une même fente branchiale (*Clavelina*) ou d'un même protostigmate (*Ascidies simples*, *Perophora*, *Distaplia*). Dans la suite du développement, il peut se faire que les rangées primitives se dédoublent, par suite de la division de tous les stigmates des rangées préexistantes, ces divisions s'opérant alors parallèlement à la direction de l'axe transversal des protostigmates. Ces rangées, je les appelle secondaires.

ventral se divise souvent avant le croissant dorsal de la même rangée.

Telle est la disposition réalisée au moment où la larve éclôt (fig. 12): il existe, sur chacune des parois latérales du sac branchial, deux rangées transversales, l'une antérieure (*I*) et l'autre postérieure



Fig. 9.
Clavelina Rissoana. Embryon. Vue d'ensemble, par la face gauche.

(*II*), de 4 stigmates branchiaux primitifs, petits et circulaires, dont les lèvres sont formées par un épithélium cylindrique simple.

2. Au début de la métamorphose, les 4 stigmates primitifs (*1*, *2*, *3*, *4*) de chacune des deux rangées primitives s'accroissent dans le sens antéro-postérieur, de telle sorte que, dans chaque rangée, leur taille est d'autant moindre qu'il s'agit d'un stigmate plus rapproché de la ligne médio-ventrale (fig. 13). Les lèvres des trois stigmates dorsaux primitifs (*1*, *2*, *3*) deviennent ciliées avant celles du stigmate ventral primitif (*4*). Enfin, le bord ventral de ce dernier s'épaissit: cet épaississement est la première ébauche, pleine, d'un nouveau stigmate ventral (*5*): elle se détache ensuite de son lieu de formation, avant de se perforer.

3. En même temps qu'apparaît cette ébauche pleine du premier

stigmate ventral néoformé (*5*), ou bien un peu plus tard (fig. 14), quand déjà ce premier stigmate ventral néoformé (*5*) s'est séparé et perforé ou même a déjà fourni l'ébauche pleine d'un second stigmate ventral néoformé (*6*), apparaît dans la 1ère rangée primitive (fig. 14 et 15) l'ébauche pleine d'un premier stigmate dorsal néoformé (*1'*), aux dé-

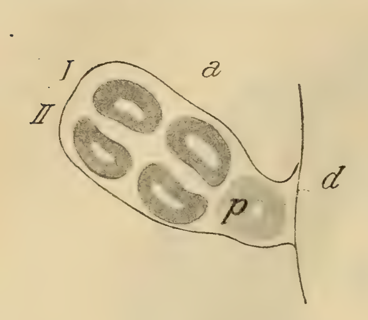


Fig. 10.
Clavelina Rissoana. Embryon. Vue d'ensemble, par la face gauche, des deux rangées transversales (*I* et *II*) de croissants transverses. *d*, ligne médio-dorsale; *a*, limite de la cavité péribranchiale; *p*, orifice péribranchial gauche.



Fig. 11.
Clavelina Rissoana. Embryon. Idem. Stade plus avancé.

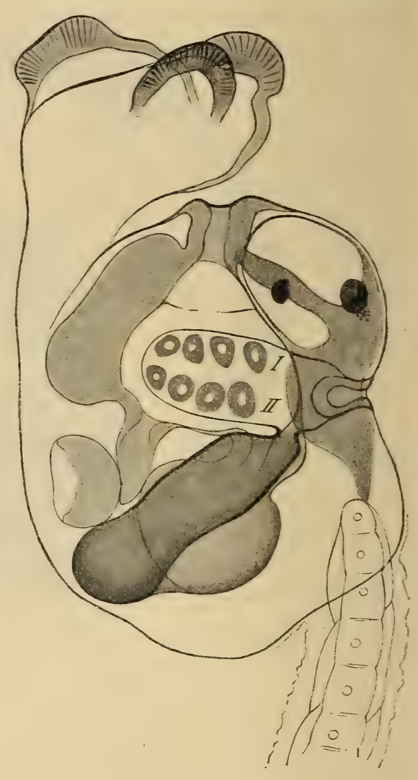


Fig. 12.
Clavelina Rissoana. Larve au moment de l'éclosion. Face gauche.

pens de l'extrémité antérieure, épaissie, du bord dorsal du stigmate dorsal primitif (*1*).

C'est pourtant généralement (fig. 15) au moment où ce premier stigmate dorsal néoformé (*1'*) de la 1ère rangée primitive se perfore, que se forme l'ébauche pleine du deuxième stigmate ventral néoformé (*6*), aux dépens du bord ventral du premier stigmate ventral néoformé et perforé (*5*).

A ce stade donc (fig. 15), où dans la larve métamorphosée il n'y a plus de vestiges de la queue larvaire, le sac branchial est généralement constitué de la manière suivante:

1ère rangée primitive: 6 stigmates ouverts; ce sont le premier dorsal et antérieur néoformé (*1'*) encore tout petit et provenant du premier dorsal primitif (*1*); puis, les 4 stigmates primitifs et ciliés (*1*, *2*, *3*, *4*), dont la taille va diminuant du dos vers le ventre, et, enfin, le premier stigmate ventral néoformé (*5*), perforé mais non cilié, tout petit encore, plus petit que *4* et dérivé de ce dernier, le bord ventral de ce stigmate *5* étant épaissi en l'ébauche, pleine, du futur stigmate *6*.

2ème rangée primitive: les 4 stigmates primitifs ouverts et ciliés (*1*, *2*, *3*, *4*), constitués comme les correspondants de la 1ère rangée; puis, un stigmate ventral néoformé (*5*), tout petit, ouvert mais non cilié, détaché de *4* dont il dérive et ayant, lui-même, son bord ventral épaissi en l'ébauche du futur second stigmate ventral néoformé (*6*).

4. Telle que nous venons de la décrire, la 1ère rangée primitive, abstraction faite des stigmates intercalaires qu'elle formera plus tard, est à peu près complète. Elle le devient (comparer les fig. 15, 16, 17 et 18) de la manière suivante. Le premier stigmate dorsal néoformé (*1'*) s'allonge d'avant en arrière, s'insinue progressivement entre le stigmate dorsal primitif (*1*) et la ligne médio-dorsale, en même temps que l'extrémité antérieure de son bord dorsal s'épaissit pour constituer l'ébauche d'un nouveau stigmate dorsal (*1''*), plus dorsal que lui. Ce 2ème stigmate dorsal néoformé (*1''*), tout en s'allongeant légèrement d'avant en arrière, peut encore donner naissance, par l'extrémité antérieure, épaissie, de son bord dorsal, à un 3ème stigmate dorsal (*1'''*). Telle est la constitution de la 1ère rangée transversale primitive (fig. 18), au moment où elle va commencer à se dédoubler.

Elle comprend donc: 1°. les 4 stigmates primitifs (*1*, *2*, *3*, *4*), résultant d'une double division égale de la 1ère fente branchiale; 2°. les stigmates dorsaux néoformés (*1'*, *1''* et *1'''*) qui résultent, en dernière analyse, d'une excroissance du bord dorsal du stigmate dorsal primitif (*1*), excroissance qui, au fur et à mesure qu'elle progresse à la fois en avant et vers la ligne médio-dorsale, se coupe en disques épithéliaux pleins, qui se perforent ensuite pour constituer les trois stigmates dorsaux néoformés, disposés en une série obliquement dirigée en avant et vers la ligne médio-dorsale; 3°. enfin, deux stigmates ventraux néoformés (*5* et *6*), résultant d'une excroissance du bord ventral du stigmate ventral primitif (*4*), excroissance qui, au fur et à mesure qu'elle progresse vers la ligne médio-ventrale, se coupe en disques épithéliaux pleins, qui se perforent ensuite pour constituer les deux stigmates ventraux néoformés. L'ensemble des stigmates de la

1ère rangée forme alors une série obliquement dirigée dorsalement et en avant. Dans cette série, abstraction faite du ou des deux derniers stigmates dorsaux néoformés, dont la taille va en décroissant vers la ligne médio-dorsale et qui ne siègent qu'en avant, tous les autres stigmates, non seulement occupent toute la hauteur actuelle de la série, mais leur longueur va en décroissant progressivement du dos vers le ventre.

Tout le processus de la formation de la 1ère rangée transversale primitive peut donc se résumer de la façon suivante (comparer les fig. 9 à 18).

La 1ère fente branchiale se subdivise d'abord en deux parties égales; chacune d'elles prend la forme d'un croissant transverse, qui se subdivise, à son tour, en deux parties égales. La fente branchiale a alors donné naissance à 4 stigmates primitifs, égaux et circulaires: un dorsal (*1*), un latéro-dorsal (*2*), un latéro-ventral (*3*) et un ventral (*4*). Puis, ces 4 stigmates primitifs s'accroissent inégalement dans le sens antéro-postérieur, de telle sorte qu'ils sont d'autant plus allongés qu'ils sont plus rapprochés de la ligne médio-dorsale. Enfin, le bord ventral du stigmate ventral primitif (*4*) s'accroît, vers la ligne médio-ventrale, en une excroissance pleine qui, au fur et à mesure qu'elle pousse ventralement, se divise successivement en deux stigmates ventraux néoformés (*5* et *6*). Un processus semblable s'accomplit à l'extrémité antérieure du bord dorsal du stigmate dorsal primitif (*1*), de façon que cette excroissance pousse à la fois dorsalement et en avant. A ses dépens se forment, l'un après l'autre, 2 ou 3 stigmates dorsaux néoformés (*1′*, *1″* ou *1′*, *1″* et *1‴*). Le premier dorsal néoformé (*1′*) seul, en s'accroissant d'avant en arrière, finit par acquérir la même longueur que le stigmate dorsal primitif (*1*), tandis que le ou les deux autres (*1″* ou *1″* et *1‴*) restent petits et reportés en avant. Quoi qu'il en soit, la formation des stigmates néoformés, tant dorsaux que ventraux, n'est, en dernière analyse, que le résultat de deux processus consécutifs: d'une part la croissance des deux extrémités de la fente branchiale; d'autre part, la subdivision de ces extrémités accrûes; mais ces deux processus se couvrent partiellement.

Quant à la 2ème rangée primitive, pour se compléter après le stade que j'ai décrit plus haut (fig. 15), elle subit aussi du côté dorsal des modifications semblables à celles qui se passent à l'extrémité dorsale de la 1ère rangée. Ces modifications commencent à se produire, soit en même temps, soit, le plus souvent, un peu plus tardivement que

Fig. 13.

Fig. 14.

Fig. 15.

Fig. 16.

Fig. 17.

Fig. 18.

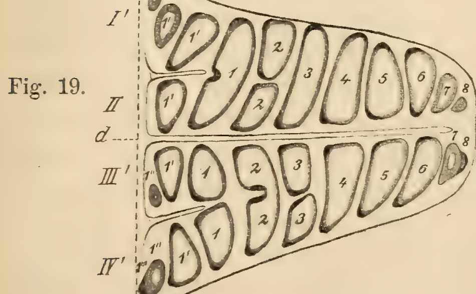


Fig. 19.

Fig. 13 à 19. *Clavelina Rissoana.* Oozoide. Stades successifs de la formation des 4 premières rangées transversales de stigmates branchiaux du côté droit (voir le texte). *d*, ligne médio-dorsale.

celles de la partie dorsale de la 1ère rangée (fig. 16). L'extrémité postérieure du bord dorsal du stigmate dorsal (*1*) de la 2ème rangée s'épaissit, puis donne un bourgeon plein, qui se détache, se perfore et constitue le premier stigmate dorsal néoformé (*1'*). Pendant que ce stigmate s'allonge d'arrière en avant, il donne, par le même processus et aux dépens de son extrémité postérieure, naissance à un 2ème stigmate dorsal néoformé (*1''*), plus dorsal que lui (fig. 17). Finalement la 2ème rangée primitive se trouve constituée comme la 1ère, avec cette seule différence (fig. 17) que le dernier stigmate dorsal néoformé (*1''*), au lieu de siéger au bord antérieur de la rangée, siège à son bord postérieur, tous les autres stigmates de la rangée, à partir du premier dorsal néoformé (*1'*) constituant une série d'orifices allongés, dont la longueur va en décroissant du dos vers le ventre. Tout le processus de la formation des stigmates de la 2ème rangée primitive, issus de la 2ème fente branchiale, s'accomplit donc selon les mêmes lois que la formation des stigmates de la 1ère rangée primitive.

B. Formation des quatre premières rangées transversales secondaires. Augmentation du nombre des stigmates dans chaque rangée. La situation occupée par les stigmates dorsaux néoformés autres que le premier (*1'*) dans les deux rangées au stade que je viens de décrire (fig. 17) est, en réalité, le premier indice de la subdivision des deux rangées primitives en les quatre premières rangées secondaires. Ce dédoublement s'accomplit de la même façon dans les deux rangées primitives; mais il commence dans la 2ème rangée, un peu plus tôt que dans la 1ère (fig. 18).

Il débute, dans l'une comme dans l'autre (fig. 18 et 19), par la division, en deux parties égales, du stigmate *1'*, à l'aide d'une saillie épithéliale qui, procédant de son bord dorsal, le divise perpendiculairement à son grand axe antéro-postérieur. Or, étant donné qu'à ce moment (fig. 19) les stigmates *1''* et *1'''* de la 1ère rangée primitive ne siègent encore qu'à son bord antérieur, il en résulte qu'ils se trouvent naturellement être les deux stigmates les plus dorsaux de la 1ère rangée secondaire en voie de formation, (*I'*) lorsque *1'* est divisé en son milieu. De même (fig. 18), étant donné que *1''* et *1'''* de la 2ème rangée primitive ne siègent encore qu'à son bord postérieur, ils se trouvent être les stigmates les plus dorsaux de la 4ème rangée secondaire en voie de formation, lorsque *1'* s'est divisé en son milieu (fig. 19 *IV'*). Après que s'est effectuée cette subdivision de *1'*, le stigmate plus ventral que lui (*1*) subit le même sort et ce processus de division en deux parties égales s'accomplit de proche en proche

pour chacun des stigmates de plus en plus ventraux de chaque rangée primitive. En même temps, un vaisseau transverse intersérial, procédant de la ligne médio-dorsale, pousse progressivement entre les deux moitiés de chaque stigmate subdivisé.

Au début donc les 2 rangées primitives ne se dédoublent en 4 rangées transversales secondaires que du côté dorsal, tandis que dans tout le restant de leur étendue, elles sont encore indivises. Mais pendant que ce processus de dédoublement se poursuit progressivement dans le sens dorso-ventral, le nombre des stigmates de chaque rangée existante augmente: 1°. par formation, à l'extrémité ventrale de la rangée primitive (fig. 18 et 19), de nouveaux stigmates de plus en plus ventraux, formation qui s'accomplit suivant le processus, décrit plus haut pour le développement des premiers stigmates ventraux néoformés (excroissance épithéliale, pleine, du bord ventral du dernier stigmate ventral néoformé, qui se détache puis se perfore); 2°. par formation, suivant le même processus, d'un petit nombre de nouveaux stigmates dorsaux, aux dépens du bord dorsal, épaissi, du stigmate le plus dorsal de la rangée (fig. 18 et 19); 3°. enfin, par formation, suivant le même processus, de stigmates intercalaires, aux dépens des extrémités antérieure et postérieure, épaissies, des longs stigmates antéro-postérieurs existants (fig. 18).

Fig. 20.

Clavelina Rissoana. Blastozoide Même image que dans l'oozoide le plus avancé que j'aie étudié. Les 4 premières rangées transversales de stigmates, dont la région dorsale seule est représentée, sont formées; la 1ère (*I'*) et la 4ème (*IV'*) commencent à se dédoubler à leur extrémité dorsale. *d*, ligne médio-dorsale; *c*, projection de l'orifice cloacal; *an*, anus, à gauche du plan médian.

Lorsque ce processus de dédoublement des deux rangées primitives, à progression dorso-ventrale, s'est poursuivi pendant un certain temps, il arrive un moment (il y a alors une vingtaine de stigmates par rangée) où l'on voit le plus ventral des stigmates actuels de la rangée primitive, tout petit encore, se diviser en deux par un plan transversal, c'est à dire perpendiculaire à son diamètre antéro-postérieur. C'est le premier indice du dédoublement de la rangée primitive à son extrémité ventrale. A ce stade donc, chaque rangée primitive est dédoublée en 2 rangées secondaires: 1°. sur une assez grande étendue, du côté dorsal; 2°. sur une très

petite étendue (1 stigmate), à son extrémité ventrale. Dans le restant de son étendue elle est indivise encore. A partir de ce moment, le dédoublement des deux rangées primitives, par subdivision, en deux parties égales, des stigmates intermédiaires encore indivis, progresse, à la fois dorso-ventralement et ventro-dorsalement, jusqu'à ce qu'elle soit achevée.

Ainsi les deux rangées primitives ont fourni, par dédoublement, 4 rangées secondaires, placées les unes derrière les autres et dérivant, par couples, des deux rangées primitives (fig. 20).

C'est le stade le plus avancé que j'aie pu obtenir par culture de l'oozoide. Mais j'ai pu poursuivre la suite du développement du sac branchial chez le blastozoide. J'en parlerai plus loin.

2. Formation des stigmates branchiaux chez les Ascidies simples.

A. Formation des protostigmates.

Chez *Clavelina*, *Perophora* et *Distaplia*, il ne se forme que deux paires de fentes branchiales, tandis que chez toutes les Ascidies simples étudiées jusqu'à ce jour, il s'en forme trois paires autonomes: ce sont ces orifices que MM. de Selys et Damas appellent protostigmates primaires. D'autre part, MM. Willey, de Selys et Damas, pour les Molgulidae, et M. de Selys, pour les Ascidiidae, ont démontré que chacun de ces orifices, après s'être allongé, se recourbe en fer à cheval par son extrémité ventrale; puis, se coupant au niveau de la courbure du fer à cheval, se subdivise en un couple d'orifices, placés l'un derrière l'autre, que ces auteurs appellent protostigmates secondaires et que j'appellerai simplement protostigmates, attendu que j'ai démontré que les soi-disant protostigmates primaires sont, en réalité des fentes branchiales.

J'ai repris, à mon tour, l'étude de la formation des protostigmates chez les Ascidiidae (*Ciona intestinalis*) et chez les Molgulidae (*Molgula occulta*) et j'ai étudié, en outre, cette même question chez un représentant de la famille des Cynthiidae, *Styelopsis grossularia*.

1. Ascidiidae. Chez *Ciona intestinalis* (fig. 21 à 25) — et mes observations sur ce point ne font que confirmer l'opinion émise par M. de Selys — chaque fente branchiale s'allonge transversalement, puis se recourbe à son extrémité ventrale de façon à prendre la forme d'un fer à cheval ouvert dorsalement et à branches inégales. Mais tandis que la 1ère et la 3ème fentes branchiales se recourbent en arrière, de telle sorte que des deux branches du fer à cheval que forme chacune d'elles, la plus longue est antérieure et la plus courte, pos-

térieure; au contraire la 2ème fente branchiale se recourbe en avant et se transforme en un fer à cheval dont la branche la plus longue

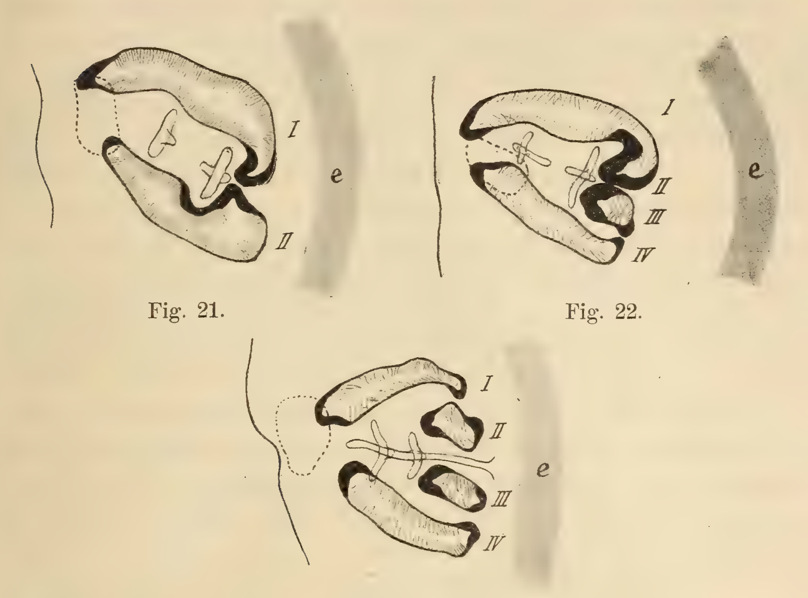


Fig. 21. Fig. 22.

Fig. 23.

Fig. 21 à 23. *Ciona intestinalis.* Larves en métamorphose. Trois stades successifs de la formation des 4 premiers protostigmates (*I* à *IV*) aux dépens des deux premières fentes branchiales. Face latérale droite. *e*, endostyle.

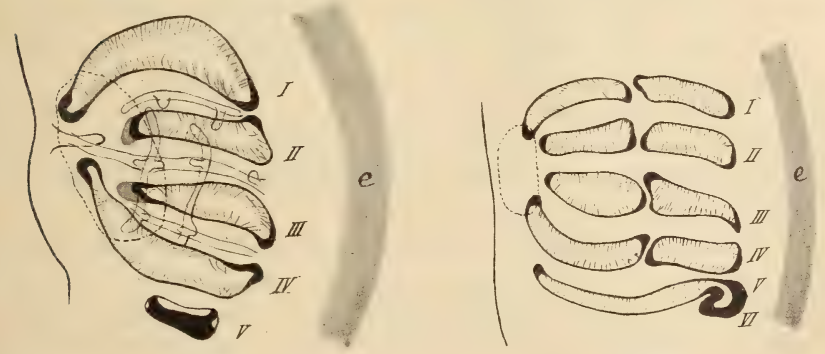


Fig. 24. Fig. 25.

Fig. 24. *Ciona intestinalis.* Le 3ème fente branchiale droite commence à se perforer.
Fig. 25. *Ciona intestinalis.* Début de la formation des protostigmates *V* et *VI* aux dépens de la 3ème fente branchiale. Les 4 premiers protostigmates sont divisés en deux.

est postérieure, tandis que la plus courte est antérieure. Il en résulte que chez *Ciona* — comme chez toutes les autres espèces d'Ascidiidae étudiées jusqu'à ce jour — la situation occupée par les protostigmates

I, *IV* et *V* est celle qu'occupaient respectivement les fentes branchiales *1*, *2* et *3*.

2. Molgulidae. Chez *Molgula occulta*, que j'ai étudiée, le mode de formation des protostigmates s'accomplit suivant le processus que MM. de Selys et Damas ont décrit chez M. ampulloides et M. Willey, chez M. manhattensis. Chacune des 3 fentes branchiales d'un même côté s'allonge transversalement, puis se recourbe en arrière, par son extrémité ventrale, de façon à prendre la forme d'un fer à cheval, ouvert dorsalement et à branches inégales. La branche antérieure est la plus longue des deux. Il en résulte que, quand les deux branches de chaque fer à cheval se sont séparées, par une division effectuée au niveau de la courbure du fer à cheval, la situation occupée par les protostigmates *I*, *III* et *V* est celle qu'occupaient respectivement les fentes branchiales *1*, *2* et *3*.

3. Cynthiidae. Jusqu'à ce jour aucune espèce de la famille des Cynthiidae n'avait fait l'objet d'études suivies concernant le mode de formation des fentes branchiales et des protostigmates. M. Garstang pourtant a prétendu — et j'ai moi-même admis naguère — que les protostigmates de *Styelopsis grossularia* naissent, chacun isolément, par une perforation autonome de la paroi épithéliale du sac branchial accolée à l'épithélium péribranchial interne. C'est de cette même espèce que j'ai repris l'étude.

a) J'ai déjà dit plus haut que chez la larve de *Styelopsis*, au moment de l'éclosion, une seule paire de fentes branchiales, la 1ère ou antérieure, est ouverte. Ces fentes sont même assez allongées perpendiculairement à l'endostyle, tandis que les fentes de la 2ème paire ne sont encore qu'à l'état d'ébauches très courtes, non perforées et situées au voisinage du futur sillon rétropharyngien.

b) Cette disposition persiste encore, pendant un certain temps, après la fixation de la larve.

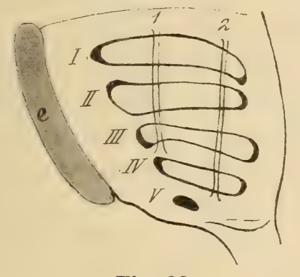
c) Plus tard, au moment où la 2ème fente branchiale, encore courte, se perfore, la 1ère, plus allongée encore que précédemment, s'est recourbée en arrière, par son extrémité ventrale. Elle commence donc à affecter la forme d'un fer à cheval (1er fer à cheval), à branche antérieure longue, à branche postérieure courte et à courbure ventrale. La concavité du fer à cheval est ouverte dorsalement. Je n'ai observé ce stade, que sur des specimens débités en coupes sériées.

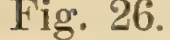
d) Le stade suivant montre la première apparition des deux premiers sinus longitudinaux. Aux dépens du 1er fer à cheval, se sont constitués deux protostigmates séparés (*I* et *II*) et placés l'un derrière

l'autre, *II* est un peu plus court que *I*, mais un peu plus allongé transversalement que la 2ème fente branchiale, qui est située en arrière. Cette dernière, assez allongée déjà, commence à se transformer en un fer à cheval (le 2ème), disposé comme l'était le 1er fer à cheval au stade précédent, c'est à dire que la 2ème fente branchiale, dont il dérive, s'est recourbée en arrière, par son extrémité ventrale. Le 2ème fer à cheval de *Styelopsis* se dispose donc comme le correspondant des Molgulidae et non pas comme celui des Ascidiidae.

e) Plus tard encore, il existe 4 protostigmates (*I* à *IV*) transverses et parallèles entre eux. Leur longueur (diamètre transversal) va en décroissant régulièrement d'avant en arrière, c'est à dire du protostigmate *I* au protostigmate *IV*. Les protostigmates *III* et *IV* dérivent manifestement de la 2ème fente branchiale, par section de la courbure du 2ème fer à cheval.

f) Il existe déjà 4 protostigmates (*I* à *IV*), généralement indivis et croisés par les deux premiers sinus longitudinaux, lorsque se montre, comme une ébauche pleine, non perforée et autonome, la 3ème fente branchiale (fig. 26). Elle est située un peu en avant du




Fig. 26.

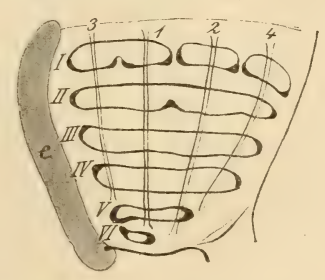


Fig. 27.

Fig. 26. *Styelopsis grossularia.* Formation de la 3ème fente branchiale (*V*) aux dépens d'une ébauche pleine, autonome. Dans les fig. 26 à 28, les chiffres romains indiquent les divers protostigmates. *1* et *2*, les deux premiers sinus longitudinaux formés; *3* et *4*, les sinus longitudinaux qui se forment en second lieu; *e*, endostyle.

Fig. 27. *Styelopsis grossularia.* Situation du 6ème protostigmate (*VI*) au moment où il vient de se former.

sillon rétropharyngien, en arrière et à quelque distance de l'extrémité ventrale du protostigmate *IV*. Elle apparaît, sur les coupes, comme une évagination épaissie de l'épithélium branchial, très intimement unie à l'épithélium péribranchial interne. C'est de cette façon que se montre aussi, comme les fentes branchiales des deux premières paires, celles de la 3ème paire chez les Ascidiidae et les Molgulidae.

g) La 3ème fente branchiale se perfore ensuite; puis, elle s'allonge transversalement, surtout vers la ligne médio-dorsale.

Bien que je n'aie pas observé directement le fait, je ne doute pourtant pas que la 3ème fente branchiale, se comportant, à son tour, comme l'ont fait précédemment la 1ère et la 2ème, ne se recourbe, en arrière, en un fer à cheval (le 3ème) par son extrémité ventrale, pour fournir ensuite, en se divisant au niveau de sa courbure, les protostigmates *V* et *VI*, que j'ai observés. Ce qui me fait admettre qu'il doit en être ainsi, c'est qu'au moment (fig. 27) où le protostigmate *VI*, déjà séparé de *V*, est pourtant encore très petit quoique perforé, il est situé immédiatement en arrière de l'extrémité ventrale du protostigmate *V*, à la même distance de l'endostyle, tandis qu'il n'en est pas de même (fig. 28 *XI*) pour les protostigmates suivants, à partir de *VII* y compris et dont j'ai pu suivre directement le mode de formation. Il me paraît impossible d'admettre que le protostigmate *VI* naisse par perforation d'une ébauche pleine, autonome, si je m'en réfère d'une part à son mode de formation chez les autres Ascidies simples étudiées, et d'autre part à la situation et aux rapports de son extrémité ventrale vis-à-vis du protostigmate *V* (fig. 27) ainsi qu'à la suite du développement de la branchie chez *Styelopsis*.

h) Chez *Styelopsis*, en effet, de chaque côté du sac branchial, il ne se forme pas 6 protostigmates seulement, comme c'est le cas chez toutes les Ascidiidae et les Molgulidae étudiées jusqu'à ce jour. J'ai suivi toutes les phases successives du développement de la branchie jusqu'à l'apparition du protostigmate *XII* et je n'oserais même pas affirmer que le nombre des protostigmates ne puisse devenir plus considérable encore. Toutefois tandis que les 6 premiers (*I* à *VI*) se développent par couples aux dépens des 3 fentes branchiales [1], suivant le processus que je viens de décrire et qui est identique à celui qui s'accomplit chez les Molgulidae, les protostigmates suivants, à partir de *VII* y compris, se développent d'une autre façon.

i) Lorsque le protostigmate *VI* s'est allongé dans le sens ventro-dorsal, sa paroi épithéliale postérieure envoie, en arrière, un diverticule creux. Ce diverticule, dans l'étendue duquel l'épithélium s'est épaissi, est la première ébauche du protostigmate *VII*. Le protostigmate *VII* ne naît nullement, comme c'est très probablement le cas pour le protostigmate *VI*, aux dépens d'un cul de sac de l'extrémité ventrale du protostigmate précédent, recourbée en arrière.

---

[1] J'ai observé le fait pour les 2 premiers couples (protostigmates I à IV) qui dérivent des 2 premières fentes branchiales et j'ai dit sur quelles raisons je m'appuie pour admettre que le 3ème couple (protostigmates V et VI) dérivent de la 3ème fente branchiale.

Son ébauche apparaît, au contraire, à quelque distance de l'extrémité ventrale du protostigmate *VI* et elle procède, tout entière, de la paroi épithéliale postérieure de ce dernier (voir fig. 28, qui montre la formation du protostigmate *XI*, formation qui s'accomplit de la même manière pour tous les précédents à partir du *VII*^e, c'est-à-dire pour tous

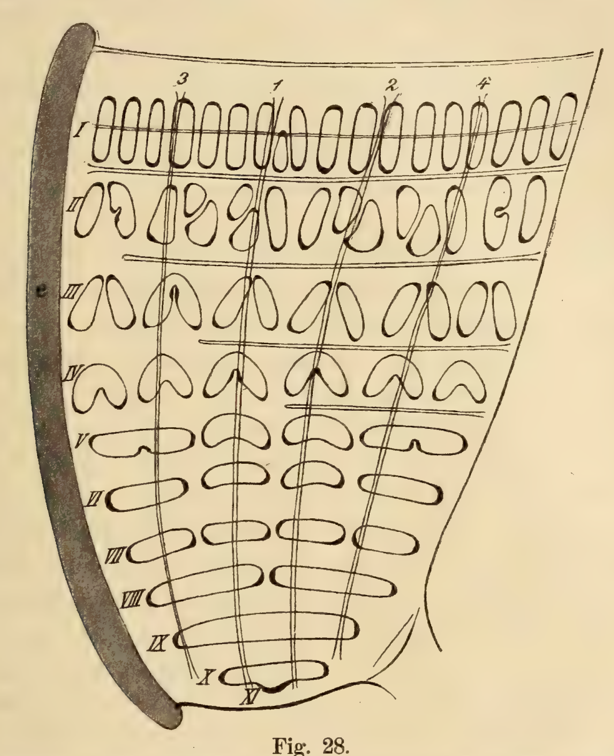


Fig. 28.

Styelopsis grossularia. Figure théorique, constituée à l'aide d'une série de figures réelles et destinée à montrer: 1° le mode de formation des protostigmates surnuméraires (*XI*); 2° la formation progressive des rangées transversales primitives aux dépens des divers protostigmates. *X*, protostigmate surnuméraire en train d'en former un nouveau (*XI*); *IX*, protostigmate indivis; *VIII*, division en 2 demi-protostigmates; *VII*, division en 4 quarts de protostigmate égaux; *VI*, les deux stigmates primitifs extrêmes (ventral et dorsal) s'allongent, puis se divisent en deux (*V*) pendant que les deux protostigmates intermédiaires prennent la forme de croissants transverses; *IV*, rangée transversale de 6 croissants transverses, en train de se diviser en 6 couples de stigmates obliques (*III*). Chacun de ces couples fournit probablement (*II*) 3 stigmates longitudinaux de la rangée primitive (*I*).

les protostigmates que j'appelle surnuméraires). Le point de cette paroi où cette ébauche se forme est parfaitement déterminé; il répond toujours à l'espace, très restreint, compris entre les extrémités postérieures des deux premiers sinus longitudinaux formés (*1* et *2*). Dans la suite, ce diverticule s'étrangle, puis se sépare de son lieu de formation pour constituer un petit orifice, à paroi épithéliale

épaissie. C'est le protostigmate *VII*, qui s'allonge ensuite transversalement tant vers la ligne médio-ventrale que vers la ligne médio-dorsale. Puis, suivant le même processus, ce protostigmate *VII* fournit à son tour, aux dépens de sa paroi épithéliale postérieure, l'ébauche du protostigmate *VIII*, et ainsi de suite. Chaque fois, l'ébauche du nouveau protostigmate naît aux dépens de la partie de la paroi épithéliale postérieure du protostigmate précédent, comprise entre les extrémités postérieures des 2 premiers sinus longitudinaux formés, qui, sur ces entrefaites, se sont accrûs en arrière.

J'ai, comme je l'ai dit, suivi le processus en question jusqu'au moment de la formation du protostigmate *XII*, dernier stade que j'aie étudié.

Il résulte de ce mode de développement que, de chaque côté du corps, chez *Styelopsis grossularia*, la formation des 6 premiers protostigmates s'accomplit, suivant le même processus que chez les Molgulidae, aux dépens des 3 fentes branchiales. Mais tandis que chez les Molgulidae et les Ascidiidae, il ne se forme jamais que ces 6 protostigmates, chez *Styelopsis* il s'en forme un plus grand nombre. Toutefois il faut distinguer entre le mode de formation des 6 premiers protostigmates et celui des suivants, que j'appelle surnuméraires. Les 6 premiers (*I* à *VI*) naissent, comme les 6 protostigmates des Molgulidae, par section de 3 fers à cheval, la branche antérieure de chaque fer à cheval devenant le protostigmate d'ordre impair (*I*, *III* ou *V*), alors que sa branche postérieure devient le protostigmate d'ordre pair (*II*, *IV* ou *VI*) du couple correspondant. Par contre, chacun des protostigmates surnuméraires (*VII*, *VIII* etc.) est le produit de la séparation d'un court diverticule du protostigmate situé immédiatement en avant de lui. Les protostigmates *I* et *II* proviennent donc de la 1ère fente branchiale; *III* et *IV* proviennent de la 2ème fente branchiale; la 3ème fente branchiale donne naissance, non seulement à *V* et *VI*, mais encore à tous les protostigmates surnuméraires. La formation de ces derniers est en corrélation avec le mode spécial de croissance du sac branchial. Elle a pour conséquence la forme en entonnoir, à sommet tronqué postérieur, qu' affecte cet organe. Il serait intéressant de rechercher si ces protostigmates surnuméraires sont propres à *Styelopsis*, ou bien s'ils constituent des formations communes à d'autres espèces de la famille des Cynthiidae.

Mais, quoi qu'il en soit des différences concernant le nombre des protostigmates qui se forment chez les Molgulidae, les Ascidiidae et les Cynthiidae, il se dégage des observations faites jusqu' à ce jour

sur la formation de ces organes, cette loi que **toutes les Ascidies simples sont des Tuniciers pourvus de 3 paires de fentes branchiales.**

B. Formation des rangées transversales de stigmates branchiaux. Les belles recherches de MM. de Selys et Damas chez les Molgulidae (*Molgula ampulloides*) et celles de M. de Selys chez les Ascidiidae (*Corella parallelogramma*) ont établi que chaque protostigmate, après s'être accrû transversalement dans une certaine mesure, se subdivise d'abord en deux demi-protostigmates, puis, par une seconde division, en 4 quarts de protostigmate. Elles ont démontré, en outre, à la dernière évidence, que de ces 4 quarts de protostigmate, transformés au préalable en 4 croissants verticaux ou plutôt transversaux, les deux extrêmes, le ventral et le dorsal, continuent à croître respectivement vers la ligne médio-ventrale et vers la ligne médio-dorsale, pour se subdiviser ensuite, l'un et l'autre, en deux nouveaux croissants, ce qui fait que chaque protostigmate finit par fournir 6 croissants, dont les deux ventraux et les deux dorsaux proviennent respectivement de l'accroissement, suivi de la division, du croissant ventral et du croissant dorsal primitifs, tandis que les deux croissants moyens primitifs (le latéro-dorsal et le latéro-ventral) ne croissent guère ou ne croissent plus. Les 6 croissants ainsi formés donnent naissance à tous les stigmates de la même série transversale. MM. de Selys et Damas ont parfaitement établi comment a lieu cette dérivation chez *Molgula ampulloides* et chez *Corella parallelogramma*. Il serait inutile de rappeler ici ce processus.

Je me suis attaché à établir la formation des stigmates branchiaux, d'une part, chez une espèce d'Ascidiidae, *Ciona intestinalis*, dont la forme et la disposition des stigmates sont aussi différentes que possible de celles des stigmates de *Corella* et ressemblent le plus à celles de la grande majorité des autres représentants de la famille; d'autre part, chez une Cynthiidée, *Styelopsis grossularia*, famille dans laquelle le processus n'avait pas encore été suivi.

Ce sont les résultats de ces recherches que je vais exposer d'une façon sommaire, me bornant à parler des seuls stigmates branchiaux et laissant de côté, pour le moment du moins, ce qui est relatif aux autres organes de la branchie.

1. *Ciona intestinalis* (fig. 29). a) Comme chez *Corella*, chacun des protostigmates (*1*) se subdivise d'abord en deux parties égales (demi-protostigmates), à l'aide d'une saillie épithéliale de division (*2*), procédant du sinus intersérial impair (sinus transverse d'ordre

impair de MM. de Selys et Damas). Puis, à l'aide d'une seconde saillie de division, procédant du même sinus, chaque demi-protostigmate se subdivise (*3*), de nouveau, en deux parties égales (quarts de protostigmate), fentes allongées, à grand axe transversal. Chaque quart de protostigmate se transforme ensuite en un croissant transverse; il en résulte (*4*) que chacune des parois latérales du sac branchial se trouve alors perforée de 6 rangées transversales de 4 croissants transverses chacune[1]. Dans une rangée transversale quelconque, la concavité des croissants est toujours tournée vers le sinus intersérial impair correspondant, de sorte que les croissants des rangées d'ordre impair ont leur bord concave tourné en arrière, tandis que ceux des rangées d'ordre pair regardent en avant par leur concavité[2]. Nous distinguerons

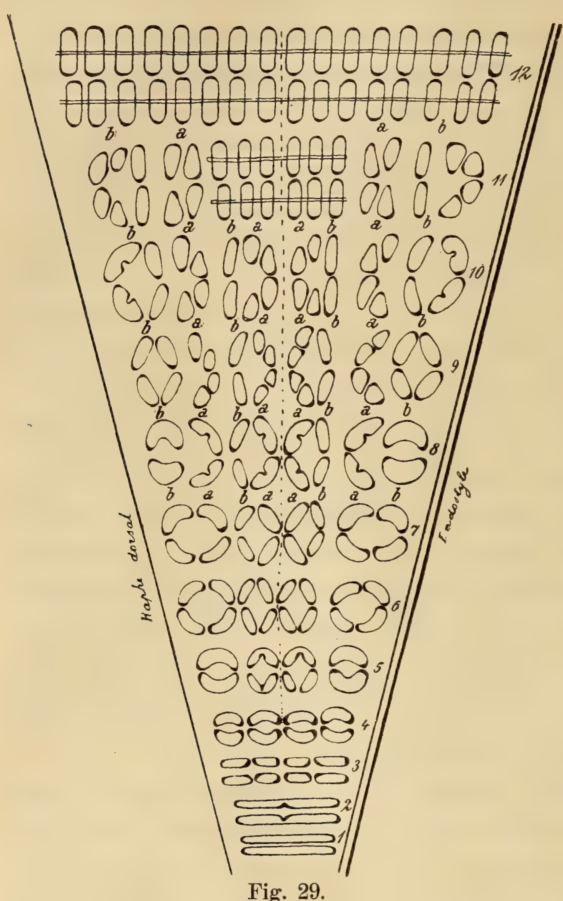


Fig. 29.

Ciona intestinalis. Figure théorique, constituée à l'aide d'une série de figures réelles et destinée à montrer comment se forment progressivement les rangées primitives aux dépens des protostigmates (voir le texte). La ligne pointillée indique la ligne médio-latérale du sac branchial.

[1] En réalité, comme les transformations que subissent les divers protostigmates, sont, d'une façon générale, d'autant plus avancées dans leur évolution que le stigmate est plus antérieur, il n'arrive jamais que toutes les 6 rangées transversales primitives se trouvent au même stade du développement. Cette observation se rapporte naturellement à tous les stades consécutifs que je vais décrire.

[2] Nous pouvons appeler le bord concave de tout croissant quelconque son bord de division, voulant exprimer par là que c'est de ce bord ex-

dans chaque rangée transversale (*4*): un croissant ventral primitif, situé à l'extrémité ventrale de la rangée; un croissant dorsal primitif, occupant l'extrémité dorsale de la rangée; un croissant latéro-ventral primitif et un croissant latéro-dorsal primitif, ces deux derniers étant séparés par ce que j'appellerai la ligne médio-latérale du sac branchial (ligne pointillée de la fig. 29), voulant qualifier par là la ligne antéro-postérieure, qui passe par le milieu de la face latérale de l'organe.

b) Les deux croissants latéro-dorsal primitif et latéro-ventral primitif se subdivisent, à leur tour (*5*), en deux parties égales par une saillie de division, qui, procédant du milieu du bord concave, finit par se souder avec le milieu du bord convexe du croissant. Les deux produits de cette subdivision constituent un couple de stigmates obliques, dont l'obliquité correspond exactement à celle qu'ont prise les deux moitiés du croissant transverse en question. Pendant ce temps, les deux croissants dorsal et ventral primitifs se sont accrûs (*5*) respectivement vers la ligne médio-dorsale et la ligne médio-ventrale. C'est alors qu'ils montrent les premières traces d'une subdivision en deux parties égales, constituant aussi un couple de stigmates obliques (*6*), disposés à la façon des couples de stigmates obliques provenant des croissants latéro-ventral et latéro-dorsal; toutefois ils sont naturellement un peu plus grands et plus obliques que ces derniers. La subdivision des deux croissants dorsal et ventral primitifs s'effectue, en général, après celle des deux croissants latéro-dorsal et latéro-ventral primitifs, ce qui est dû, sans aucun doute, à ce fait qu'au préalable les deux croissants extrêmes s'accroissent plus que les deux croissants intermédiaires de la rangée. Quand cette subdivision est achevée, la rangée se compose donc de 4 couples de stigmates obliques (*6*). Dans un même couple quelconque, les deux stigmates obliques sont sensiblement de même taille.

Afin d'éviter de longues circonlocutions dans l'exposé des stades ultérieurs du développement, convenons d'appeler stigmate oblique *a* (*7*), celui des deux stigmates qui, dans un quelconque des 4 couples, est le plus rapproché de la ligne médio-latérale du sac branchial, réservant à l'autre, qui en est plus écarté, le nom de stigmate oblique *b*. Appelons enfin, couple ventral, couple latéro-

---

clusivement ou de ses dérivés que, comme précédemment, naîtront toutes les saillies de division, qui se produiront plus tard, pour déterminer la subdivision des fentes respiratoires, quelle que soit leur forme.

ventral, couple latéro-dorsal et couple dorsal, chacun des couples de stigmates obliques provenant respectivement des croissants transverses primitifs ventral, latéro-ventral, latéro-dorsal et dorsal.

c) Le stigmate oblique *a* de chacun des 4 couples ne tarde pas à croître plus rapidement que le stigmate oblique *b* des mêmes couples (*7*). Le même processus s'accomplit progressivement dans les 6 rangées transversales. Il en résulte: 1°. que l'angle que forment les deux stigmates obliques d'un même couple quelconque devient plus aigu et que ces stigmates deviennent un peu moins obliques, plus longitudinaux; 2°. que chaque moitié du sac branchial s'accroît, à la fois, dans le sens antéro-postérieur et dans le sens dorso-ventral, cette augmentation des deux diamètres s'effectuant simultanément suivant quatre zones correspondant à la situation des 4 croissants transverses primitifs des diverses rangées. Comme ces croissants eux-mêmes, ces zones de croissance sont, de chaque côté du sac branchial: l'une ventrale, une autre dorsale et les deux dernières, respectivement latéro-ventrale et latéro-dorsale.

d) Le stigmate oblique *a* de chacun des couples latéro-ventral et latéro-dorsal après s'être accrû (*7*), se subdivise (*8*), à peu près perpendiculairement à son grand axe, en deux parties égales ou inégales, la saillie de division se produisant toujours sur celui des bords du stigmate qui dérive du bord concave du croissant transverse primitif dont provient ce stigmate oblique.

A la suite de ce processus, chaque croissant latéro-ventral et latéro-dorsal est donc représenté par 3 stigmates (*9*). L'un d'entre eux, plus grand que les deux autres, n'est autre que le stigmate oblique *b*, qui tend de plus en plus à devenir un stigmate droit longitudinal (*10*). Les deux autres, résultant de la subdivision du stigmate oblique *a* du couple, sont d'abord trapus et imbriqués (*9*); mais, en s'accroissant progressivement par leurs extrémités, — dont l'une correspond à l'une des extrémités épaissies du stigmate oblique *a*, tandis que l'autre correspond à l'épaississement épithélial de la saillie qui a déterminé la subdivision du même stigmate oblique *a* —, ces deux stigmates glissent, en quelque sorte, l'un à côté de l'autre et tendent de plus en plus à devenir droits et longitudinaux (*10*). Ce sont les 3 seuls stigmates longitudinaux (*11*), que chacun des croissants latéro-dorsal et latéro-ventral fournira à la rangée transversale primitive.

Pendant que ces phénomènes s'accomplissent dans les couples latéro-ventral et latéro-dorsal, le stigmate oblique *a* de chacun des

couples ventral et dorsal s'accroît d'abord (*7*), soit en conservant sa forme de stigmate oblique, soit — ce qui est le cas le plus fréquent — en prenant la forme d'un croissant oblique. Puis, ce dernier se divise (*8*) en deux parties égales ou inégales (*9*) qui, se comportant ensuite comme les deux stigmates résultant de la division du stigmate oblique *a* de chacun des couples latéro-dorsal et latéro-ventral, glissent l'un à côté de l'autre (*10* et *11*) en s'accroissant, se redressent et se transforment peu à peu en deux stigmates droits longitudinaux de la rangée primitive (*12*). Pendant que s'accomplit cette division, le stigmate oblique *b* de chacun des mêmes couples ventral et dorsal s'accroît aussi en prenant peu à peu la forme d'un croissant transverse (*8*).

Ce dernier, se comportant un peu autrement que les croissants transverses primitifs, se subdivise, à son tour, il est vrai, comme eux en deux parties égales ou inégales (*9*); mais, cette fois, la partie la plus rapprochée de la ligne médio-latérale et qui, par conséquent, répond actuellement au stigmate oblique *a* des 4 couples primitifs, ne se divise plus en deux stigmates, comme l'a fait ce dernier. Elle constitue un stigmate (*10*, *11* et *12*), oblique d'abord, qui se redresse ensuite en s'allongeant et devient un stigmate droit longitudinal de la rangée transversale primitive. L'autre partie du croissant transverse, au contraire, celle qui occupe l'extrémité ventrale ou dorsale de la rangée et qui, par conséquent, répond au stigmate oblique *b* des couples primitifs, se subdivise (*10*) en deux stigmates trapus (*11*), comme l'avait fait le stigmate oblique *a* des couples primitifs. Ces deux stigmates trapus, en s'accroissant, se redressent pour constituer les deux derniers stigmates droits longitudinaux, les plus ventraux ou les plus dorsaux de la rangée transversale primitive (*12*).

e) Il résulte de ce processus:

1°. Aux dépens de chacun des croissants transverses ventral et dorsal primitifs se forment deux croissants, comme l'ont observé MM. de Selys et Damas chez les *Molgulidae* et M. de Selys chez *Corella*, ce qui revient à dire que, après s'être subdivisé en quatre parties égales, le protostigmate continue à croître par ses extrémités. Au stade à 6 rangées transversales de 4 croissants transverses primitifs (*4*) succède donc, en fait, un stade à 6 rangées transversales de 6 croissants (*5* à *8*). Toutefois, chez *Ciona* les deux croissants résultant de la subdivision de chacun des croissants transverses ventral et dorsal primitifs n'ont pas la même valeur: l'un, le croissant oblique, plus rapproché de la ligne médio-latérale, ne

fournit, en effet, à la rangée transversale primitive que 2 stigmates; l'autre, le croissant transverse extrême, lui en fournit 3.

2°. Chaque rangée transversale primitive (*12*) comprend finalement 16 stigmates droits ou longitudinaux: 8 d'entre eux siègent dans la moitié dorsale et les 8 autres, dans la moitié ventrale de la paroi latérale du sac branchial. Des 8 stigmates droits de la moitié ventrale ou de la moitié dorsale, les 5 les plus ventraux ou les plus dorsaux dérivent du croissant ventral primitif ou du croissant dorsal primitif, tandis que les 3 autres, les plus proches de la ligne médio-latérale, dérivent du croissant latéro-ventral primitif ou du croissant latéro-dorsal primitif.

f) C'est quand ces rangées transversales primitives de 16 stigmates droits sont constituées (*12*), que commence à se manifester le signe précurseur de leur dédoublement et de la formation des rangées transversales secondaires: je veux parler du sinus transverse sérial. Il se forme, comme on le sait, aux dépens de papilles qui, naissant de la paroi interne ou branchiale des sinus interstigmatiques de la même rangée transversale, vers le milieu de la longueur de ces sinus, se bifurquent transversalement, pour se souder ensuite par les extrémités de leurs branches de bifurcation et finir par constituer un vaisseau transverse unique. Ce sinus sérial, proéminant légèrement dans la cavité branchiale, est uni aux sinus interstigmatiques par de courts sinus anastomotiques; il croise tous les stigmates droits de la rangée, perpendiculairement à leur grand axe et vers le milieu de leur longueur.

Les papilles, qui constituent les premières ébauches de ces sinus anastomotiques et du sinus sérial, apparaissent, il est vrai, avant que la rangée transversale primitive de stigmates soit complète (*11*); mais elles ne se montrent que dans les parties de cette rangée dont les stigmates sont devenus définitivement droits et longitudinaux. Or, comme c'est aux extrémités ventrale et dorsale de la rangée que se forment en dernier lieu les stigmates droits, il en résulte que le sinus sérial n'apparaît aux extrémités de la rangée primitive que quand il est déjà formé dans le restant de son étendue.

g) L'augmentation du nombre des stigmates dans chaque rangée transversale et du nombre des rangées transversales a été bien étudié par MM. Willey et Damas chez l'espèce qui nous occupe. Je ne puis que confirmer leur manière de voir, qui se résume de la façon suivante. L'augmentation du nombre des stigmates dans chaque rangée est le résultat de divisions, souvent fort inégales, des stigmates droits

existants, par des plans de section obliques, qui en isolent de la sorte de petits fragments, lesquels, en s'accroissant, s'allongent entre les stigmates droits existants. L'augmentation du nombre des rangées transversales procède, d'une façon générale, d'avant en arrière: elle s'opère pour ainsi dire successivement dans les rangées de plus en plus postérieures. Elle est, en outre, le résultat de la division, en deux parties égales, de tous les stigmates droits d'une même rangée, par un plan de section qui les divise perpendiculairement, au milieu de leur longueur, c'est-à-dire au niveau du sinus transverse sérial qui, de la sorte, devient intersérial.

Ce double processus se renouvelle un certain nombre de fois consécutivement pour chacune des rangées primitives.

2. *Styelopsis grossularia.* La formation des rangées transversales de stigmates branchiaux aux dépens des protostigmates s'accomplit, en général, très régulièrement d'avant en arrière, la subdivision du protostigmate *I* s'effectuant avant celle du protostigmate *II*, et ainsi de suite.

En général, la première subdivision du protostigmate *I* ne débute que quand la 3ème fente branchiale commence à se perforer (entre le stade Fig. 26 et le stade Fig. 27). Cependant j'ai observé un cas de subdivision précoce, non seulement du protostigmate *I*, mais aussi du protostigmate *II*: l'un et l'autre étaient subdivisés, perpendiculairement à leur grand axe, en deux moitiés presque égales, alors que l'ébauche pleine de la 3ème fente branchiale n'était même pas encore formée. J'ai aussi constaté qu'au moment où la 3ème fente branchiale se perfore, l'état de la subdivision du protostigmate *I*, le seul qui, le plus communément, se subdivise alors, varie entre certaines limites, d'un specimen à un autre. Le plus souvent, le protostigmate *I* est simplement divisé en deux parties égales (demi-protostigmates).

Quoi qu'il en soit de ces variations, voici comment se produit typiquement la formation d'une rangée transversale primitive (fig. 28) de stigmates branchiaux droits et longitudinaux, aux dépens d'un même protostigmate:

a) Le protostigmate transversal, après avoir atteint une certaine longueur, se subdivise (fig. 28, *VIII*) en deux parties égales ou presque égales (demi-protostigmates), à l'aide d'une saillie épithéliale épaissie, qui procède de l'un de ses bords et gagne le bord opposé, avec lequel elle se soude. Pour le protostigmate *I*, cette saillie de division procède, à coup sûr de son bord postérieur. Pour les

protostigmates *II* à *VI*, je n'ai pu établir avec certitude de quel bord elle procède; mais pour les protostigmates surnuméraires, donc à partir du *VII*^{e}, elle procède du bord postérieur.

A la fin de cette première division, la rangée transversale est donc représentée par un demi-protostigmate ventral et un demi-protostigmate dorsal.

b) Le demi-protostigmate dorsal d'abord (fig. 27, *I*), puis, un peu plus tard, le demi-protostigmate ventral se divisent, l'un et l'autre, en deux parties égales. — Il y a alors dans chaque rangée: un quart dorsal, un ventral, un latéro-dorsal et un latéro-ventral (fig. 28, *VII*).

c) Le quart dorsal et le quart ventral, s'accroissent ensuite plus rapidement (fig. 28, *VI*) que les deux quarts latéraux; puis, ils se subdivisent, à leur tour, l'un et l'autre (fig. 28, *V*) en deux parties égales, qui ne tardent pas à prendre la forme d'un croissant transverse (*IV*), forme qu'ont aussi acquise, sur ces entrefaites (*V*) le quart latéro-dorsal et le quart latéro-ventral. A la fin de ce processus, la rangée transversale, issue d'un même protostigmate, est donc constituée par 6 croissants transverses (*IV*). Parmi les 6 croissants, les deux plus dorsaux et les deux plus ventraux résultent respectivement de l'accroissement rapide, suivi de division en deux, du quart de protostigmate dorsal et du quart de protostigmate ventral du stade précédent. Les deux autres croissants transverses sont les deux quarts latéro-dorsal et latéro-ventral à peine modifiés.

Le mode de formation des 6 croissants transverses, tel que je viens de le décrire, se reconnaît aisément pour la première rangée. Pour les autres rangées, il est le plus souvent très modifié. C'est ainsi que, très communément, j'ai observé que la première division des protostigmates autres que le premier est fort inégale et s'accomplit de telle sorte que des deux parties, la plus petite ne représente que le futur croissant le plus dorsal du stade à 6 croissants transverses, l'autre partie, la plus grande, représentant ce qui deviendra plus tard les 5 autres croissants transverses de la rangee.

d) Quoi qu'il en soit, typiquement, chacun des 6 croissants transverses de la rangée se subdivise en deux parties égales, constituant un couple de stigmates obliques (fig. 28, *III*), en contact par celles de leurs extrémités qui correspondent au point de division du croissant transverse. La rangée transversale est donc alors représentée par 6 couples semblables de stigmates obliques.

e) Plus tard, enfin, la rangée transversale dans laquelle débute

la formation des premières ébauches du sinus sérial, rangée que j'appelle primitive, consiste en 18 stigmates droits à grand axe antéro-postérieur (*I*). Comment ce stade dérive-t-il du précédent? Je n'ai pu l'établir avec certitude; mais il m'a semblé — et c'est ce que j'ai représenté sur la figure théorique 28, *II* — que des deux stigmates obliques d'un même couple, l'un se transforme directement en un stigmate droit, tandis que l'autre s'accroît, puis se subdivise en deux stigmates arrondis et trapus, qui, en se transformant à leur tour en stigmates droits, glissent l'un à côté de l'autre, jusqu'à ce qu'ils atteignent toute la hauteur de la rangée. Chacun des 6 croissants donnerait ainsi 3 stigmates droits.

Telle est la constitution des rangées transversales primitives: 18 stigmates droits (fig. 28, *I*).

Lorsque la 1ère rangée primitive, issue du protostigmate *I* est constituée, il existe habituellement 8 rangées transversales, dont les 4 ou 5 postérieures ne sont encore représentées que par les protostigmates indivis correspondants; les rangées *II* et *III*, correspondant aux protostigmates *II* et *III*, sont, par contre, déjà assez avancées dans leur formation.

f) C'est aux dépens de ces rangées primitives que se forment les rangées secondaires. Dans une rangée quelconque, le nombre des stigmates augmente par formation de stigmates intercalaires. Ces derniers naissent: 1°. soit, par division en deux parties égales, presque égales ou très inégales, mais perforées, d'un stigmate droit, longitudinal, à l'aide d'une saillie de division qui, procédant de l'épithélium de l'un des bords longitudinaux du stigmate, coupe obliquement son axe longitudinal; 2°. soit, par séparation d'un bourgeon épithélial plein, procédant de l'une des extrémités épaissies du stigmate droit.

Pour ce qui regarde l'augmentation du nombre des rangées transversales, elle s'accomplit comme chez *Ciona intestinalis*. Le dédoublement d'une rangée quelconque débute d'abord du côté dorsal, puis du côté ventral, pour s'achever en un point de l'étendue de la rangée, toujours plus proche de son extrémité ventrale que de son extrémité dorsale.

J'ai observé des variations individuelles en ce qui concerne le moment où commence à s'effectuer le dédoublement de la 1ère rangée, de même qu'en ce qui regarde l'ordre exact suivant lequel se produit le dédoublement des diverses rangées. Mais ces faits n'ont pas d'intérêt pour nous, pour le moment du moins.

3. Formation des 4 rangées transversales de stigmates branchiaux chez l'oozoide de Distaplia magnilarva et D. rosea.

Chez ces deux espèces d'Ascidies composées, le processus s'accomplit exactement de la même façon.

Tandis que chez *Clavelina* les deux paires de fentes branchiales se subdivisent directement pour donner naissance aux deux paires de rangées transversales primitives de stigmates, de sorte que, chez cette Ascidie sociale, il ne se forme pas d'éléments comparables aux protostigmates des Ascidies simples, chez *Distaplia* — et il en est de même chez *Perophora* — les deux paires de fentes branchiales donnent naissance à 4 éléments comparables à des protostigmates. Puis chacun d'eux se transforme en une rangée transversale de stigmates branchiaux. Il se forme donc 4 rangées transversales primitives, qui deviennent les 4 rangées définitives.

Examinons succinctement ce processus, qui s'accomplit presque entièrement au cours du développement embryonnaire.

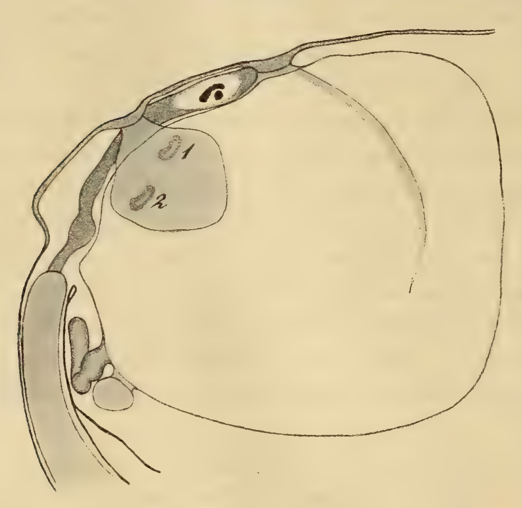


Fig. 30.
Distaplia magnilarva. Embryon (fragment), vu par la face latérale droite et montrant les 2 fentes branchiales (*1* et *2*) en voie de division pour constituer le premier stigmate formé de chacune des 4 rangées transversales.

a) Après s'être accrûes, tout en restant circulaires et situées l'une, la 1ère, non loin du milieu du bord antérieur, l'autre, la 2ème, non loin du milieu du bord postérieur de la cavité péribranchiale correspondante, les deux fentes branchiales d'un même côté du corps ne tardent pas à se modifier profondément dans leur forme. Elles s'allongent à peu près parallèlement à la ligne médio-dorsale de l'embryon et commencent à s'étrangler en leur milieu (fig. 30). Mais tandis que la 1ère fente branchiale (*1*) s'allonge d'avant en arrière, la 2ème fente branchiale (*2*) s'allonge, au contraire, d'arrière en avant. Il en résulte que l'extrémité postérieure de la 1ère fente branchiale se rapproche de l'extrémité antérieure de

la 2ème fente, bien qu'elles soient encore séparées l'une de l'autre par une distance égale à la propre longueur de chacune de ces fentes.

L'étranglement qu'elles montrent, l'une et l'autre, vers le milieu de leur longueur est le premier indice de leur subdivision pour constituer le premier stigmate formé de deux futures rangées transversales consécutives de stigmates branchiaux. Les rangées *I* et *II* (fig. 31 *A*) dériveront de la 1ère fente branchiale, les rangées *III* et *IV*, de la 2ème fente. Mais tandis que le 1er stigmate formé de la rangée *I* répond par sa situation à celle qui, primitivement, était occupée par la

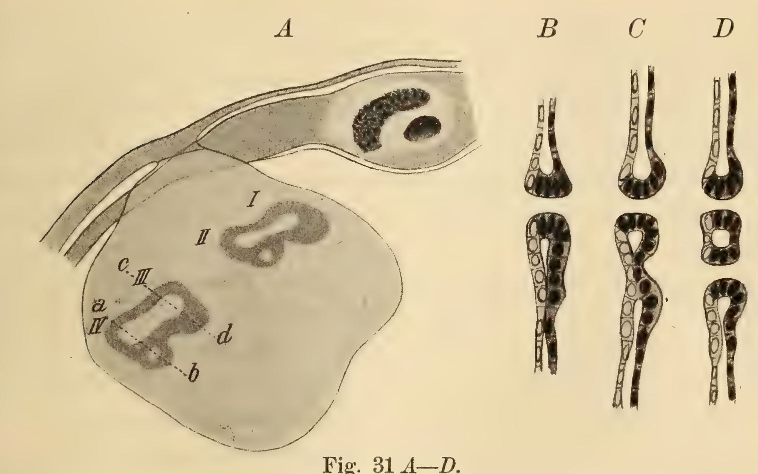


Fig. 31 *A—D*.

Fig. 31 *A*. *Distaplia magnilarva*. Embryon (fragment), vu par la face latérale droite et montrant le début de la formation des premiers stigmates ventraux des 4 rangées.

Fig. 31 *B* et *C*, fragments de coupes menées respectivement suivant *cd* et *ab* Fig. 31 *A*.

Fig. 31 *D*, fragment de coupe semblable au moment où le 1er stigmate ventral néoformé (2ème stigmate formé) de la rangée vient de se perforer.

Dans ces 3 figures l'épithélium foncé à noyaux teintés en noir est l'épithélium branchial; l'épithélium plus pâle à noyaux clairs est l'épithélium péribranchial interne.

1ère fente branchiale, c'est le 1er stigmate formé de la rangée *IV* qui correspond, par sa situation, à celle qu'occupait primitivement la 2ème fente branchiale.

Si nous songeons que la suite du développement démontre que tous les stigmates branchiaux d'une même rangée quelconque dérivent du 1er stigmate formé de cette rangée, nous pourrons dire que cet élément représente, en fait, un protostigmate d'Ascidie simple, dont le diamètre transversal (dorso-ventral) serait très court; nous pourrons dire, en outre, que l'origine de chacun des 4 protostigmates est, par rapport aux deux premières fentes branchiales, la même chez *Distaplia* que chez les Ascidiidae.

b) Quoi qu'il en soit de cette interprétation, pendant qu'il est encore en continuité avec son congénère, par l'intermédiaire d'un rétrécissement, chacun de ces 4 stigmates primitifs en voie de formation ne tarde pas à montrer des particularités remarquables au niveau de son bord ventral. Voici en quoi elles consistent (fig. 31 *A*). Si l'on examine par transparence des embryons entiers et convenablement éclaircis, on constate non seulement que tout le pourtour du stigmate primitif en voie de formation apparaît plus opaque, plus foncé que les parties avoisinantes, mais, en outre, que du côté de la ligne médio-ventrale, cette bordure foncée se prolonge en une sorte de bande courte, un peu dilatée et convexe à sa limite ventrale (*I* et *III*). Au centre de cette dilatation terminale de la bande (*II* et *IV*) apparaît, un peu plus tard, un point circulaire, plus pâle, qui deviendra finalement un petit orifice faisant communiquer la cavité branchiale avec la cavité péribranchiale: c'est un nouveau stigmate (le 2ème formé) de la rangée transversale future. Pendant que cet orifice se perfore, sa bordure, comme celle du 1er stigmate formé, reste opaque, tandis que la partie de la bande interposée entre elles devient plus pâle (fig. 32). L'examen de coupes sériées du stade représenté par la fig. 31 *A*, nous permet de nous rendre compte de ce qui s'est produit. Une coupe menée suivant *cd* (fig. 31 *A*) montre (fig. 31 *B*) que dans l'étendue de la bande opaque formée par l'allongement du bord ventral du 1er stigmate formé, les épithéliums branchial et péribranchial interne, le premier surtout, sont élevés et cylindriques simples comme dans le restant de la bordure de ce stigmate. Puis, plus tard, au niveau du point central, plus pâle (coupe suivant *ab* de la fig. 31 *A*) de la dilatation terminale, ventrale, de la bande, l'épithélium branchial se déprime, s'évagine (fig. 31 *C*), jusqu'à ce que le fond de cette évagination finisse par se perforer, pour constituer l'ébauche, canaliculaire, du 2ème stigmate de la rangée en question. La bordure épithéliale de ce nouveau stigmate (fig. 31 *D*) tout comme celle du 1er stigmate formé, reste épaisse, cylindrique simple, tandis qu'entre ces bordures épaissies, les parois branchiale et péribranchiale interne s'aplatissent, s'amincissent, pour constituer respectivement la paroi épithéliale interne et la paroi épithéliale externe du futur sinus interstigmatique correspondant. De la sorte, le 2ème stigmate de la rangée a perdu toutes connexions apparentes avec le bord ventral, épaissi, du 1er stigmate formé. Il en procède, cependant, à la façon dont le premier stigmate ventral néoformé (fig. 13 à 15, *5*) procède du bord ventral épaissi du stigmate ventral primitif chez l'oozoide de *Clavelina* (voir plus haut p. 561 et 562).

Le même processus se reproduit au niveau du bord ventral du 2ème stigmate formé: un 3ème stigmate, plus ventral que lui, se forme à son tour, et ainsi de suite. Il en résulte qu'à un stade donné (fig. 32) il existe 4 rangées transversales de stigmates branchiaux, placées les unes derrière les autres. Dans chaque rangée les stigmates perforés et circulaires sont nettement séparés les uns des autres, et leur diamètre est d'autant plus réduit qu'ils occupent dans la rangée une situation plus ventrale; enfin, à l'extrémité ventrale de la rangée se trouvent encore les ébauches non perforées d'un ou de deux stigmates, en continuité entre elles, aussi bien qu'avec le plus ventral des stigmates perforés de la rangée, par l'intermédiaire d'une fine bande, foncée quand on l'examine par transparence et qui, sur les coupes, se caractérise par un épaississement notable des épithéliums branchial et péribranchial interne.

Il peut déjà exister dans la rangée plusieurs stigmates perforés, alors que le 1er stigmate formé de la rangée est encore uni en haltère avec son congénère, issu, avec lui, de la subdivision d'une même fente branchiale (fig. 32).

Fig. 32.
Distaplia magnilarva. Stade plus avancé (voir le texte). L'embryon (fragment) est vu par sa face dorsale.

Tout ce processus consiste donc essentiellement en ce fait qu'au fur et à mesure que le 1er stigmate formé d'une rangée s'accroît ventralement, aux dépens de son bord ventral, en une bande épithéliale épaissie, celle-ci subit une sorte de subdivision perpendiculaire à son axe. En ce qui concerne la formation des stigmates branchiaux d'une même rangée transversale, la différence qui existe avec ce qui se passe chez les Ascidies simples, consiste dans ce seul fait que, chez ces dernières, les protostigmates perforés s'allongent notablement avant de commencer à se subdiviser, tandis que chez *Distaplia* le processus est cœnogénique, la subdivision du protostigmate s'effectuant d'une façon presque concomitante avec son allongement. Mais au fond, ce n'est même qu'une différence de degré, attendu que chez les Ascidies simples, comme nous l'avons vu, les protostigmates, même après

s'être divisés en quatre parties égales, s'allongent aux dépens de leurs extrémités. Ce qui le prouve c'est que, quand le protostigmate s'est subdivisé en 4 quarts ou croissants transverses, chez les Ascidies simples, le quart dorsal et le quart ventral s'allongent beaucoup plus que les deux quarts ou croissants intermédiaires et fournissent, l'un et l'autre, par subdivision, deux croissants dorsaux ou ventraux: c'est le passage du stade de 6 rangées de 4, à 6 rangées de 6 croissants transverses.

Une autre différence, qui existe entre *Distaplia* et les Ascidies simples, consiste en ce fait que, tandis que chez ces dernières le protostigmate s'allonge à la fois par son extrémité ventrale et par son extrémité dorsale, chez *Distaplia* le 1er stigmate formé (protostigmate) s'allonge d'abord exclusivement par son extrémité ventrale. Mais ce fait est en relation avec cette circonstance que, chez *Distaplia*, l'œuf étant très volumineux en même temps que les cavités péribranchiales sont exclusivement dorsales au début, ces cavités s'accroissent beaucoup plus vers la ligne médio-ventrale que vers la ligne médio-dorsale.

c) C'est seulement après que chaque rangée transversale se trouve constituée par 4 ou 5 stigmates, ventraux par rapport au 1er formé, que celui-ci commence à manifester les premiers indices d'une transformation qui constitue le signe précurseur de la formation de stigmates, peu nombreux d'ailleurs, plus dorsaux que lui.

Jusqu'à ce moment il n'est pas rare de voir persister, entre le 1er stigmate formé d'une rangée quelconque et son congénère, issu par division de la même fente branchiale, le pédicule fort aminci qui les unissait précédemment et suivant lequel l'épithélium branchial était resté cylindrique (fig. 32).

Au stade qui nous occupe (fig. 33) le 1er stigmate formé de la rangée (protostigmate) a continué à croître, mais dans le sens transversal (voir *1*, *2*, *3* et *4*). Puis, il s'étrangle en son milieu, pour se subdiviser en un stigmate plus ventral et en un stigmate plus dorsal de la rangée. Le bord dorsal, épaissi, de ce dernier, se comportant alors comme l'avait fait précédemment le bord ventral du 1er stigmate formé de la rangée (fig. 31 *A*), donne naissance, par le même processus, à un nouveau stigmate, plus dorsal, cette fois, que celui dont il émane. Et le même phénomène se reproduit un petit nombre de fois (5 à 6 fois) progressivement vers la ligne médio-dorsale, qui ne tarde pas à être atteinte. Ce processus n'est donc, au fond, que l'accroissement tardif du bord dorsal du 1er stigmate formé de la rangée (protostigmate). Quand il est achevé, comme l'accroissement a

continué à progresser du côté ventral, chaque rangée transversale est constituée par une douzaine de stigmates, dont les extrêmes seuls, tant dorsaux que ventraux, sont encore imperforés et reliés par une bande épithéliale épaissie, tandis que tous les intermédiaires sont perforés et devenus indépendants. A partir d'un point correspondant à la situation du 1er stigmate formé de la rangée, ils vont en diminuant régulièrement de diamètre, tant vers la ligne médio-dorsale que vers la ligne médio-ventrale.

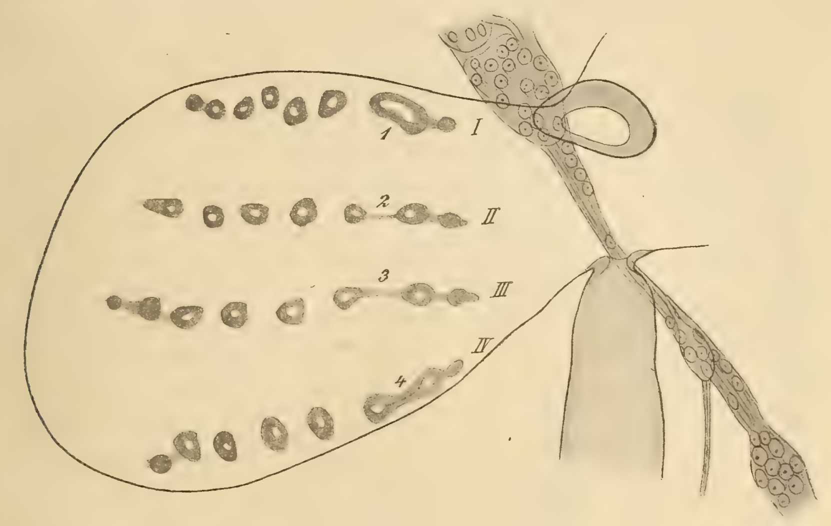


Fig. 33.
Distaplia magnilarva. Embryon vu par sa face dorsale. La branchie gauche est seule représentée avec une partie du système nerveux central, l'anus et l'orifice cloacal. — Origine des premiers stigmates dorsaux des 4 rangées transversales. Voir le texte.

d) Mais, comme l'accroissement vers la ligne médio-dorsale est beaucoup plus limité que vers la ligne médio-ventrale, on ne tarde pas à voir se produire un changement d'aspect. Les stigmates qui se sont formés tardivement du côté dorsal, ont fini par atteindre la même taille que ceux qui, les premiers, se sont formés plus ventralement, de sorte que chaque rangée se trouve alors constituée par une quinzaine de stigmates, qui se sont allongés dans le sens antéro-postérieur et dont la taille est d'autant plus réduite qu'ils sont plus ventraux. Le ou les deux derniers ventraux de la rangée, encore imperforés, sont seulement en voie de formation.

Cette disposition persiste même chez l'adulte, de sorte qu'une coupe transversale, intéressant, en leur milieu, les stigmates les plus ventraux d'une même rangée, à un stade quelconque du développement

postembryonnaire et même chez l'adulte, permet encore de se rendre compte de la façon dont se développent les stigmates. Il suffit d'étudier cette coupe en allant de l'extrémité ventrale de la rangée vers la partie dorsale. C'est une coupe transversale de ce genre que représente la fig. 34 *B*. Il s'agit d'une larve fixée depuis 10 jours (fig. 34 *A*). La rangée transversale comprenait 24 stigmates perforés, plus l'ébauche d'un 25ème, le plus ventral. L'examen de la coupe, qui intéresse les stigmates 22 à 25, nous montre qu'au niveau du 25ème stigmate en voie de formation, l'épithélium péribranchial interne aussi bien que l'épithélium branchial sont épais, cylindriques simples et intimement accolés en un point de leur étendue, au voisinage du bord ventral de la cavité péribranchiale. En ce point, les deux épithéliums, mais surtout l'épithélium branchial, forment un cul-de-sac, un plissement, au fond duquel s'effectuera la perforation du 25ème stigmate, comme cela s'est fait au niveau du 24ème stigmate. Les parois du sinus interstigmatique qui sépare le 24ème du 23ème stigmate sont encore toutes cylindriques, tandis que l'on voit déjà commencer à s'aplatir les parois épithéliales interne et externe du sinus interstigmatique qui sépare les stigmates 23 et 22, perforés l'un et l'autre. Enfin, cet aplatissement est plus marqué encore au niveau du sinus interstigmatique séparant les stigmates 22 et 21, le stigmate 22 étant déjà cilié sur son pourtour.

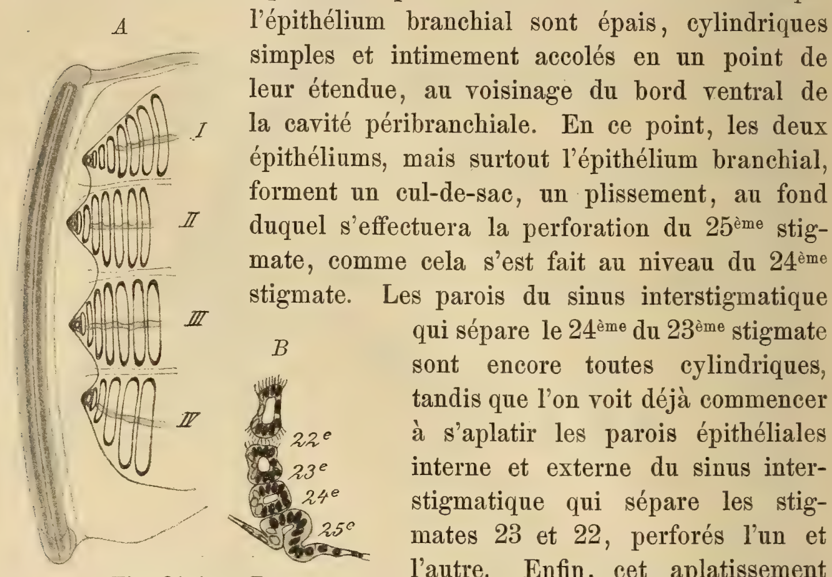


Fig. 34 *A* et *B*.
Distaplia magnilarva. Larve cultivée, 10 jours après la fixation. *A*, vue d'ensemble de l'extrémité ventrale de la branchie (moitié gauche). *B*, fragment de la coupe transversale passant par le milieu de la hauteur des derniers stigmates ventraux de la rangée *II* (voir le texte).

Si, par la pensée, nous nous représentions imperforés tous les stigmates d'une même rangée transversale, les épithéliums péribranchial interne et branchial se montreraient plissés, l'un et l'autre, les plis décrits par l'épithélium branchial étant pourtant plus accusés, plus profonds, que ceux décrits par l'épithélium péribranchial interne. Le fond de chaque pli représenterait le lieu de perforation du futur stigmate correspondant, les saillies intermédiaires entre deux plis voisins représentant les parois interne et externe du futur sinus interstigmatique correspondant. Cette disposition serait semblable à celle

qui se trouve réalisée — comme on le verra plus loin — dans la rangée unique des stigmates branchiaux en voie de formation chez *Pyrosoma*, avec cette différence que chez *Pyrosoma*, c'est l'épithélium péribranchial interne qui se plisse le plus fortement. En parlant de *Pyrosoma* j'insisterai sur ce fait ainsi que sur les conséquences qu'il entraîne.

e) Pendant que se développent ainsi les 4 rangées transversales de stigmates branchiaux, la cavité péribranchiale s'accroît vers la face ventrale, en même temps que dans le sens antéro-postérieur. Ses limites sont toujours très nettement visibles sur des préparations d'ensemble. Son bord ventral est particulièrement intéressant. D'abord parallèle à l'endostyle, il prend peu à peu la forme, qu'il conservera chez l'adulte (fig. 34 *A*), d'une ligne brisée ou festonnée, le sommet de chacun des 4 festons correspondant exactement aux stigmates les plus ventraux, en voie de formation, d'une des rangées transversales.

En même temps se forment successivement: 1°. les 3 sinus transverses intersériaux; 2°. les 3 languettes dorsales de Lister; 3°. les 4 sinus transverses sériaux.

Des 3 sinus transverses intersériaux, c'est le 2ème, celui qui est interposé entre la rangée II et la rangée III, qui apparaît en premier lieu; il se développe progressivement du dos vers le ventre. Des 3 languettes dorsales, qui ne sont que des expansions des sinus intersériaux du côté gauche, c'est encore la 2ème, qui est la plus longue, du moins jusqu'au moment de l'éclosion. Enfin, les ébauches des sinus sériaux apparaissent peu de temps avant l'éclosion de la larve; elles se montrent dans les rangées I et IV avant de se montrer dans les rangées II et III.

Tous ces faits sont en parfaite harmonie avec l'origine et le mode de développement des rangées de stigmates branchiaux, tels que je les ai fait connaître plus haut. Je n'insisterai pas davantage ici; cela m'entraînerait trop loin.

4. Formation des 4 rangées transversales de stigmates branchiaux chez l'oozoïde de Perophora Listeri.

Nous venons de voir que la formation des 4 rangées transversales de stigmates chez l'oozoide de *Distaplia* n'est, en somme, qu'une modalité cœnogénique du processus qui s'accomplit chez les Ascidies simples et que, par leur origine et leur mode de formation, les 4 rangées de *Distaplia* sont parfaitement homologues, chacune à chacune, aux 4 premières rangées primitives de stigmates qui, chez

les Ascidiidæ, dérivent des 2 premières fentes branchiales. La différence unique consiste en ce que, chez *Distaplia*, chaque protostigmate se subdivise, en quelque sorte, au fur et à mesure qu'il s'accroît, tant vers la ligne médio-ventrale que vers la ligne médio-dorsale.

Chez l'oozoide de *Perophora Listeri*, la formation des 4 rangées transversales de stigmates suit essentiellement la même marche que chez l'oozoide de *Distaplia*. Les différences sont purement secondaires et en corrélation avec le volume moindre de l'œuf ainsi qu'avec le fait que les cavités péribranchiales sont, relativement au volume de l'œuf, dès le début du développement, plus étendues ventralement que chez *Distaplia*.

Chacune des deux fentes branchiales d'un même côté du corps, après s'être accrûe tout en restant circulaire, s'allonge ensuite dans le sens antéro-postérieur, pour se subdiviser, enfin, par étranglement, en deux stigmates circulaires égaux, placés l'un derrière l'autre, à quelque distance de la ligne médio-dorsale. Chacun de ces orifices constitue le 1er stigmate formé d'une rangée transversale. Suivant le même processus que chez *Distaplia*, ce 1er stigmate formé s'accroît en un épaississement des épithéliums constituant ses bords ventral et dorsal. Tandis que chez *Distaplia* l'allongement du 1er stigmate de chaque rangée future se fait en deux temps, d'abord vers la ligne médio-ventrale, puis vers la ligne médio-dorsale, chez *Perophora*, il se fait simultanément dans les deux sens: c'est là une différence secondaire. Quand cet épaississement des bords ventral et dorsal du 1er stigmate de la rangée a atteint une certaine extension, il se renfle, à son extrémité terminale en un petit disque, qui se sépare ensuite de son lieu d'origine et se perfore, en son centre, pour constituer un petit stigmate nouveau, circulaire. Puis, le même processus recommence respectivement au bord ventral du stigmate ventral néoformé et au bord dorsal du stigmate dorsal néoformé. Toute la suite du développement est parfaitement conforme à ce qui s'accomplit chez l'oozoide de *Distaplia*.

5. Formation des stigmates branchiaux chez le blastozoide des Ascidies sociales et composées.

J'ai étudié ce processus chez *Clavelina*, *Perophora* et *Distaplia*. La formation des 4 rangées transversales de stigmates chez le blastozoide de *Perophora* et de *Distaplia*, ainsi que celle des 4 premières rangées transversales du blastozoide de *Clavelina* s'accomplissent essentiellement de la même manière. Mais, tandis que chez *Perophora*

et *Distaplia*, elles ne se dédoublent jamais, chez *Clavelina*, le nombre des rangées transversales augmente notablement dans la suite du développement,

A. Formation des 4 premières rangées transversales de stigmates branchiaux chez le blastozoide de Clavelina et des 4 rangées transversales chez le blastozoide de Perophora et de Distaplia.

Chez le blastozoide de ces 3 espèces — les seules que j'aie étudiées — non seulement ces 4 rangées de stigmates d'un même côté du corps se forment simultanément, mais leur développement est encore plus raccourci que chez l'oozoide de *Distaplia* et de *Perophora*, en ce sens qu'elles ne dérivent pas, deux à deux, par subdivision d'un orifice comparable aux fentes branchiales de l'oozoide.

1. Après que les cavités péribranchiales se sont complètement séparées de la vésicule interne du bourgeon, il apparaît, simultanément à droite et à gauche, à quelque distance de la ligne médio-dorsale, 4 épaississements localisés de l'épithélium branchial, placés les uns derrière les autres. A leur niveau, l'épithélium branchial est cylindrique ou cubique simple, tandis que, dans tout le restant de son étendue, il est beaucoup plus aplati, pavimenteux. Ces 4 épaississements ne sont pas toujours absolument équidistants, mais souvent l'espace compris entre le 2ème et le 3ème est un peu plus grand que celui qui sépare le 1er du 2ème ou le 3ème du 4ème.

2. Chacun de ces épaississements de l'épithélium branchial, en s'accroissant vers la face ventrale, se transforme en une courte bande transversale, épaissie, qui, de distance en distance se dilate en un petit disque circulaire de cellules épithéliales cylindriques.

Ces petits disques, peu nombreux d'ailleurs, constituent autant d'ébauches de stigmates branchiaux (fig. 35 *A*). Chaque rangée transversale en comptait 5, dont 4 (*1*, *2*, *3*, *4*) se voyaient par la face dorsale du blastozoide. Une coupe transversale, intéressant, à ce stade, dans presque toute sa longueur, l'une des bandes transversales nous fournit l'image représentée par notre fig. 35 *B*. Une coupe transversale voisine, passant entre deux bandes consécutives, nous montre que les épithéliums branchial et péribranchial interne sont, l'un et l'autre, pavimenteux simples et séparés par un espace sanguin.

Un peu plus tard, le plus dorsal des disques circulaires de chaque bande correspondant à *1* de la fig. 35 *A*, s'en sépare, les cellules épithéliales qui l'unissaient au restant de la bande, s'étant fortement aplaties. En même temps qu'il se sépare, il se perfore

en son centre et constitue le 1er stigmate formé de la rangée. Pendant que la bande épaissie d'épithélium branchial continue à s'allonger ventralement, tout en se renflant de distance en distance, chacun des disques épaissis situés plus ventralement que le 1er stigmate formé, se comporte comme l'avait fait le premier, s'isole de la bande commune et se perfore en un nouveau stigmate. Il en résulte qu'en lieu et place de la bande transversale, il existe bientôt 2 ou 3 petits stigmates circulaires, distincts, séparés, dont le plus ventral se continue avec un épaississement transversal de l'épithélium branchial, ayant un aspect moniliforme, chaque renflement étant destiné

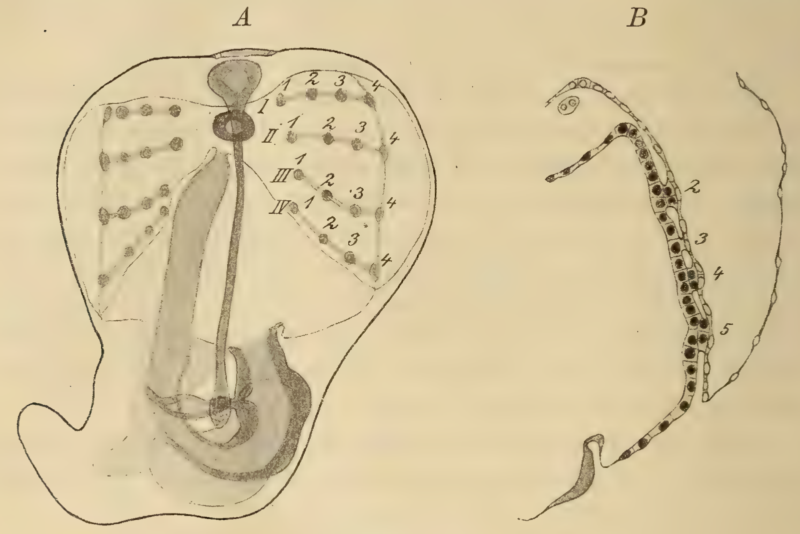


Fig. 35 *A* et *B*.

Distaplia magnilarva. L'un des blastozoides issus du bourgeon larvaire. *A*, vue d'ensemble par la face dorsale. *B*, fragment d'une coupe transversale passant par les stigmates 2 à 5 de la rangée *II*. Voir le texte.

à devenir un stigmate de la rangée. Ces stigmates perforés et séparés correspondent aux stigmates *1*, *2*, *3* de chaque rangée de notre fig. 35 *A*. Ce processus se ramène donc à un phénomène de croissance de la bande épithéliale transversale vers la ligne médio-ventrale, suivi d'une sorte de subdivision progressive de cet épaississement de l'épithélium branchial en autant d'ébauches de petits stigmates branchiaux, dont la formation est d'autant plus récente qu'ils sont plus ventraux. Comme on le voit, c'est le phénomène identique à celui que j'ai décrit chez l'oozoide de *Distaplia* pour la formation des stigmates ventraux, à partir du 1er formé de la rangée.

Lorsqu'il s'est ainsi formé 3 ou 4 petits stigmates perforés, circulaires, on voit le bord épithélial dorsal du 1er formé, c'est-à-dire du plus dorsal actuel de la rangée, s'épaissir, s'accroître vers la ligne médio-dorsale, en se subdivisant progressivement en autant d'ébauches de stigmates nouveaux, qui se perforent ensuite. Ainsi se complète, du côté dorsal, chacune des rangées transversales de stigmates.

De ce processus il résulte qu'à un moment donné chaque rangée est constituée de la façon suivante. A partir d'un stigmate perforé, encore circulaire mais un plus grand que tous les autres de la même rangée (c'est le 1er formé), on compte, tant vers la ligne médio-ventrale que vers la ligne médio-dorsale, un petit nombre (3 ou 4) stigmates circulaires perforés, dont le diamètre va en décroissant; puis, plus ventralement ou plus dorsalement encore, un ou deux petits stigmates non perforés et, enfin, une bande d'accroissement, consistant en un épaississement de l'épithélium branchial, bande aux dépens de laquelle continuent à se former, par le même processus, les derniers stigmates ventraux ou dorsaux de la rangée.

Un fait spécial, digne d'être signalé, concerne *Clavelina*. Tandis que les stigmates les plus dorsaux des 2 rangées intermédiaires (*II* et *III*) sont situés dans le prolongement direct des autres stigmates de la rangée dont ils font partie et forment avec eux une rangée parfaitement transversale, au contraire les plus dorsaux de la 1ère rangée (*I*) sont reportés plus en avant et ceux de la 4ème rangée (*IV*), plus en arrière que les autres stigmates de la rangée correspondante. A ce stade, par conséquent, caractérisé par la présence de 4 rangées transversales de stigmates, la disposition, chez le blastozoide de *Clavelina* est la même qu'au stade correspondant que j'ai décrit chez l'oozoide (p. 568).

B. Augmentation du nombre des rangées transversales secondaires et du nombre des stigmates d'une même rangée chez Clavelina. 1. Dans la suite du développement, la plus postérieure des 4 rangées transversales formées se subdivise la première (voir fig. 20) en deux rangées, suivant le processus décrit, chez l'oozoide, pour la subdivision des deux rangées primitives, c'est-à-dire que la subdivision des stigmates en deux parties égales se fait progressivement en procédant de l'extrémité dorsale de la rangée vers son extrémité ventrale; puis, quand cette subdivision a atteint un certain nombre de stigmates dorsaux (9 à 10), ce sont les stigmates les plus ventraux

de la rangée qui commencent à se diviser en deux et ce processus progresse de proche en proche, mais vers la face dorsale. Ces deux progressions marchant de conserve, la rangée finit par être complètement dédoublée. Quand le dédoublement de cette 4ème rangée est presque complètement achevé, la 1ère rangée (la plus antérieure) commence, à son tour, à se subdiviser dorsalement. Il y a donc, de la sorte, un stade à 5 rangées, dont les deux plus postérieures procèdent de la subdivision complète de la 4ème rangée du stade à 4 rangées, et dont la plus antérieure commence à se subdiviser dans sa partie dorsale. Puis, quand cette dernière s'est dédoublée, par le même processus qui a amené la subdivision de la 4ème rangée, et qu'il existe, par conséquent, 6 rangées de stigmates, la plus postérieure des 6 rangées existantes se dédouble par le même processus et il existe alors 7 rangées de stigmates. Le même phénomène se répète alternativement dans la suite pour chacune des rangées extrêmes, qui seules se dédoublent. Quant aux rangées intermédiaires, une fois formées elles ne se subdivisent jamais.

2. La multiplication des stigmates dans une même rangée quelconque s'effectue, soit par formation, sur l'un des bords longitudinaux des stigmates, d'une saillie épithéliale oblique, épaissie, qui, en s'approfondissant, finit par diviser le stigmate en deux parties égales, presque égales ou fort inégales, soit par formation d'un bourgeon épithélial plein, procédant de l'une des deux extrémités du stigmate. Parfois même, on voit apparaître simultanément un de ces bourgeons à chacune des deux extrémités d'un même stigmate. Ce bourgeon plein se place ensuite sur le côté du stigmate dont il procède, se perfore, puis s'accroît en s'allongeant dans le sens antéro-postérieur, comme le font d'ailleurs les deux stigmates qui, dans le cas de subdivision par une saillie épithéliale oblique, résultent de la subdivision d'un même stigmate.

Le sac branchial de *Clavelina* s'accroît donc: dans le sens dorso-ventral, c'est-à-dire dans le sens de son diamètre transversal, par suite de l'augmentation du nombre des stigmates des diverses rangées; dans le sens antéro-postérieur, c'est-à-dire dans le sens de son diamètre longitudinal, par dédoublement alternatif des rangées postérieure et antérieure existantes. Il s'allonge donc, d'arrière en avant, aux dépens de sa rangée antérieure et, d'avant en arrière, aux dépens de sa rangée postérieure. Ces faits expliquent comment il reste parfaitement cylindrique.

6. Formation des stigmates branchiaux chez Pyrosoma elegans (blastozoide).

Stade I (fig. 36). A droite et à gauche, la paroi épithéliale latérale de la cavité branchiale est déprimée et, dans cette dépression, est reçue la paroi épithéliale interne de la cavité péribranchiale correspondante. La paroi latérale du sac branchial ainsi que tout l'épithélium des sacs péribranchiaux est cylindrique simple.

Stade II (fig. 37). Tandis que l'épithélium de la paroi externe des cavités péribranchiales s'est fortement aplati, celui de leur paroi



Fig. 36.



Fig. 37.

Fig. 36. *Pyrosoma elegans.* Jeune blastozoide. Stade I. Coupe transversale. Voir le texte.
Fig. 37. *Pyrosoma elegans.* Blastozoide. Stade II. Formation de la fente branchiale. Coupe transversale. Voir le texte.

interne est devenu cubique le long des bords antérieur, postérieur, dorsal et ventral de ces cavités. Dans le restant de son étendue, l'épithélium péribranchial interne s'est épaissi, par prolifération de ses cellules, suivant une bande longitudinale continue, qui siège contre la paroi épithéliale latérale, restée cylindrique, du sac branchial. Cette zone épaissie de l'épithélium péribranchial interne a, dans son ensemble, la forme d'un ovale, dont le grand axe est longitudinal ou, plus exactement, oblique d'avant en arrière et ventro-dorsalement. Dans toute l'étendue de cette bande épaissie on constate, par l'examen des coupes sériées que les deux épithéliums (branchial et péribranchial interne) sont fortement adhérents l'un à l'autre, tandis que sur le pourtour de cette zone ovalaire les deux épithéliums sont lâchement accolés et peuvent même être séparés par quelques cellules du mésenchyme, disséminées entre eux (fig. 37).

L'ensemble de cette formation est absolument identique à l'ébauche de la fente branchiale, telle que je l'ai ob-

servée chez le blastozoide de *Salpa*, dont je la tiens pour l'homologue. Mais, tandis que chez *Salpa*, cette zone ovalaire se perfore d'un large orifice unique, qui est la fente branchiale, chez *Pyrosoma*, elle subit d'autres transformations, que je vais faire connaître et qui offrent, comme on le verra, les plus grandes analogies avec les transformations que, chez le blastozoide des Ascidies sociales et composées (voir plus haut), subit chaque bande transversale, aux dépens de laquelle se forme une rangée transversale de stigmates branchiaux.

Stade III. Le blastozoide est un peu plus développé. La bande ovalaire, suivant laquelle l'épithélium de la paroi latérale du sac branchial est accolé à la partie épaissie de l'épithélium péribranchial

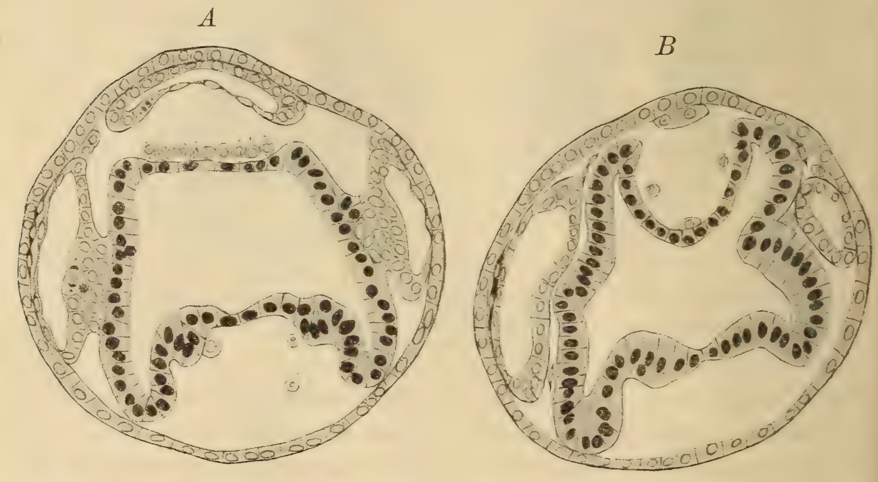


Fig. 38 *A* et *B*.
Pyrosoma elegans. Blastozoide. Stade III. Coupes transversales pratiquées: *A*, au niveau de la 1ère ébauche de l'un des 3 premiers stigmates branchiaux; *B*, au niveau de la première ébauche de l'un des deux premiers sinus interstigmatiques (sinus transverses des auteurs).

interne, s'est allongée. L'examen minutieux des coupes sériées montre que, dans l'étendue de cette bande, ces deux épithéliums sont restés fortement adhérents (fig. 38 *A*) en 3 points, à peu près équidistants, et dont le 2ème siège vers le milieu de la longueur de la bande, tandis que le 1er est plus antérieur et le 3ème, plus postérieur. Par contre, dans les parties intermédiaires entre ces points (fig. 38 *B*), les deux épithéliums sont très lâchement accolés; par ci par là même, ils sont séparés l'un de l'autre, comme sur le pourtour de la bande, par quelques cellules de mésenchyme disséminées.

Stade IV. Examiné par transparence (fig. 39 *A*), le blastozoide montre, sur chacune des parois latérales du sac branchial, à la place de la zone ovalaire des stades précédents, trois formations ellipsoidales, à grand axe à peu près perpendiculaire à l'endostyle. Ces formations sont nettement délimitées par un rebord foncé. De ces trois organes, l'un, le 2ème, qui siège vers le milieu de la longueur de la paroi latérale correspondante du sac branchial, est un peu plus développé transversalement que les deux autres. Ces formations ont été considérées par mes prédécesseurs comme des stigmates branchiaux perforés. Mais si l'on compare cette figure d'ensemble (fig. 39 *A*) à des coupes frontales (fig. 39 *B*) et transversales (fig. 39 *C* et *D*), on constate qu'il n'en est rien. Les bords foncés répondent à la coupe

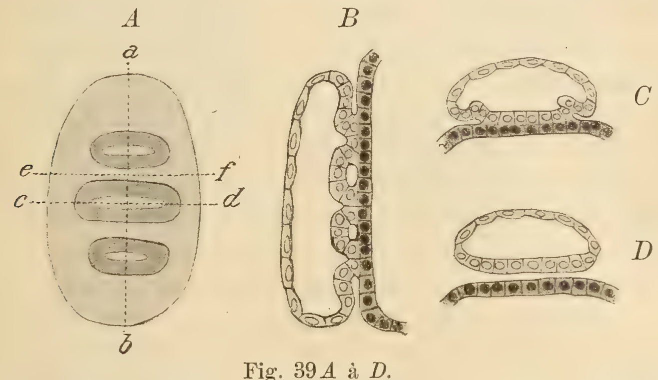


Fig. 39 *A* à *D*.
Pyrosoma elegans. Blastozoide. Stade IV. *A*, vue, par transparence, de l'une des parois latérales du sac branchial; *B*, coupe frontale suivant *ab*; *C*, coupe transversale suivant *cd*; *D*, coupe transversale suivant *ef*. Voir le texte.

optique tangentielle des lèvres d'une invagination transversale assez profonde de l'épithélium péribranchial interne. Les espaces plus clairs qui les séparent, répondent: les uns, au nombre de 3, à autant d'invaginations de l'épithélium péribranchial interne; ce sont ceux qui sont circonscrits par les bords foncés (fig. 39 *A*); les autres, aux espaces (futurs sinus interstigmatiques), qui, compris entre deux invaginations consécutives, sont souvent occupés par quelques cellules du mésenchyme et sont interposés entre l'épithélium branchial et l'épithélium péribranchial interne.

L'examen de la coupe frontale menée suivant *ab* (fig. 39 *B*) nous montre que: 1°. l'épithélium péribranchial interne, épaissi dans toute l'étendue de la zone ovalaire, présente 3 plis et il est resté cubique, tant dans l'étendue de ces plis qu'entre eux; 2°. dans toute cette étendue, l'épithélium de la paroi latérale du sac branchial est cubique;

3°. au fond de chaque pli, l'épithélium péribranchial est très intimement uni à l'épithélium branchial.

Ces plis ou invaginations transversales de l'épithélium péribranchial sont les ébauches de 3 stigmates branchiaux transverses, non perforés encore.

Stade V. Il s'agit d'un des 4 Ascidiozoides d'une jeune colonie tétrazoide. Le sac branchial et les cavités péribranchiales se sont accrûes. Sur chacune des parois latérales du sac branchial, examinées par transparence (fig. 40 *A*), on distingue 9 formations ellipsoidales semblables à celles du stade précédent. Elles sont d'autant moins allongées transversalement qu'elles se trouvent plus rapprochées des extrémités antérieure et postérieure de la branchie. Ce sont les stigmates branchiaux qui, comme nous le verrons, ne sont encore que fort incomplètement perforés. De plus, il existe 7 barres longitudinales, apparaissant comme des lignes sombres. Une coupe frontale (fig. 40 *B*) passant, suivant *cd* (fig. 40 *A*), entre deux barres longitudinales voisines, montre que 2 stigmates (*4* et *5*) sont perforés et que la perforation s'est faite au fond des plis formés par l'épithélium péribranchial interne (comparer les fig. 39 *B* et 40 *B*); les autres stigmates ne sont pas encore perforés. Elle nous montre, en outre, que l'épithélium péribranchial interne est resté cubique et épais dans toute son étendue, aussi bien au niveau des plis qu'entre deux plis consécutifs. Elle nous montre encore que les deux parois antérieure et postérieure des stigmates dérivent manifestement de l'épithélium péribranchial interne. Nous constatons, enfin, qu' à ce niveau, c'est à dire. dans les espaces compris entre les barres longitudinales, l'épithélium branchial s'est fortement aminci. Par contre, une coupe frontale, intéressant une barre longitudinale, suivant *ab* (fig. 40 *A*) nous montre (fig. 40 *C*) qu' à ce niveau l'épithélium branchial est resté cubique; les plis décrits par l'épithélium péribranchial interne sont tout aussi marqués et ont la même texture que sur la fig. 40 *B*; mais le fond de ces plis est souvent séparé de l'épithélium branchial par une mince fente, en continuité avec les deux sinus interstigmatiques voisins. Nous verrons que les barres longitudinales, restées cubiques, de l'épithélium branchial deviendront la paroi épithéliale interne des soi-disant sinus longitudinaux.

Stade VI (fig. 41 *A*). C'est la disposition du sac branchial réalisée chez l'un des 4 Ascidiozoides d'une colonie tétrazoide presque sur le point de sortir du cormus maternel. La paroi latérale du sac branchial montre 13 stigmates (*1* à *13*), dont les extrêmes, tant

antérieurs que postérieurs, vont en diminuant graduellement de diamètre transversal. Il existe 9 soi-disant sinus longitudinaux (*I* à *IX*) et deux languettes dorsales. L'animal est vu par sa face latérale gauche,

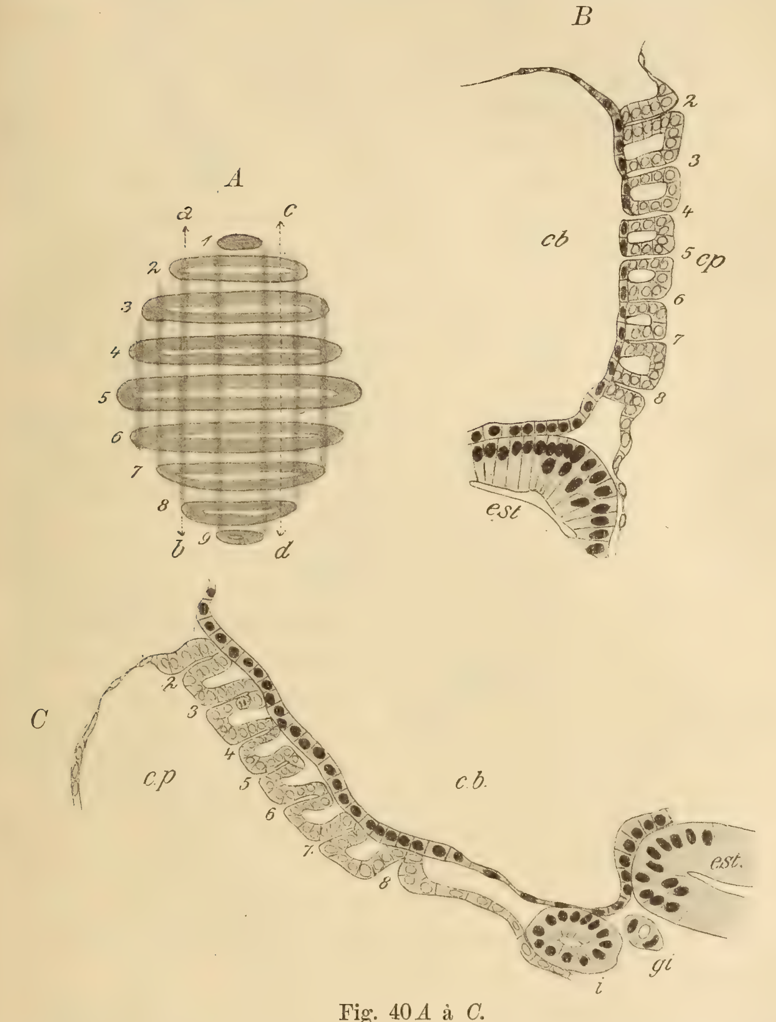


Fig. 40 *A* à *C*.

Pyrosoma elegans. Blastozoide. Stade V. *A*, vue, par transparence, de l'une des parois latérales du sac branchial; *B*, coupe frontale réelle suivant *cd*; *C*, coupe frontale réelle suivant *ab*; *cb*, cavité branchiale; *cp*, cavité péribranchiale; *est*, estomac; *i*, intestin; *g.i*, glande intestinale.

mais c'est la paroi droite qui est dessinée, examinée par sa face interne ou branchiale. Les stigmates sont tous perforés et leurs bords garnis de cils vibratiles, à l'exception des deux plus antérieurs, *1* et *2*, et du plus postérieur, *13*, qui ne sont pas encore perforés.

Une coupe frontale (fig. 41 *B*) menée suivant *ab* (fig. 41 *A*), c'est-à-dire entre les sinus longitudinaux *IV* et *V*, intéresse non seulement tous les stigmates perforés, à bords ciliés (*3* à *12*) mais encore les stigmates en voie de formation *1* et *2*. Dans l'étendue des stigmates *1* et *2*, qui sont voisins du bord antérieur de la cavité péribranchiale, l'épithélium péribranchial interne est cubique[1]; mais, tandis que dans l'étendue du stigmate *1*, qui est moins développé que le stigmate *2*, l'épithélium branchial est cubique, au niveau du stigmate *2*, qui est prêt à se perforer, il est aplati comme dans toute l'étendue de la paroi interne de tous les soi-disant sinus transverses (sinus interstigmatiques) qui séparent les stigmates perforés consécutifs. Au niveau de ces derniers sinus, l'épithélium péribranchial interne s'est différencié: sur la face externe des sinus il s'est fortement aplati, tandis que sur les bords des stigmates il est devenu cylindrique simple et vibratile.

Comme nous savons que, plus tard, le nombre des stigmates branchiaux sera plus considérable encore, nous pouvons conclure, en comparant le stade que nous décrivons actuellement aux stades précédents, que par ses extrémités antérieure et postérieure la fente branchiale s'accroît graduellement, en y conservant ses caractères primitifs et en continuant à y former de nouveaux stigmates, par plissement, suivi de perforation localisée, de son épithélium péribranchial interne. L'étude de ces extrémités de croissance de la fente branchiale est intéressante, parce qu'elles nous montre qu'à leur niveau, à un stade quelconque, même très avancé, du développement, on retrouve les phases successives de la formation des stigmates branchiaux des stades plus jeunes. Il s'accomplit aux extrémités de croissance de la fente branchiale de *Pyrosoma* des processus analogues à ceux qui se passent aux extrémités de croissance (ventrale et dorsale) d'une même rangée transversale primitive quelconque de stigmates chez le blastozoide des Ascidies sociales et composées.

L'étude du stade qui nous occupe nous montre encore qu'entre les stigmates branchiaux perforés et garnis de cils vibratiles, c'est à dire au niveau des soi-disant sinus transverses de *Pyrosoma*, l'épithélium peribranchial interne s'aplatit secondairement, comme c'est le cas pour l'épithélium branchial, au niveau des sinus interstigmatiques chez les Ascidiens. Aussi, quand cette transformation est opérée,

[1] Une disposition semblable existe, mais près du bord postérieur de la cavité péribranchiale, au niveau du stigmate 13 en voie de formation.

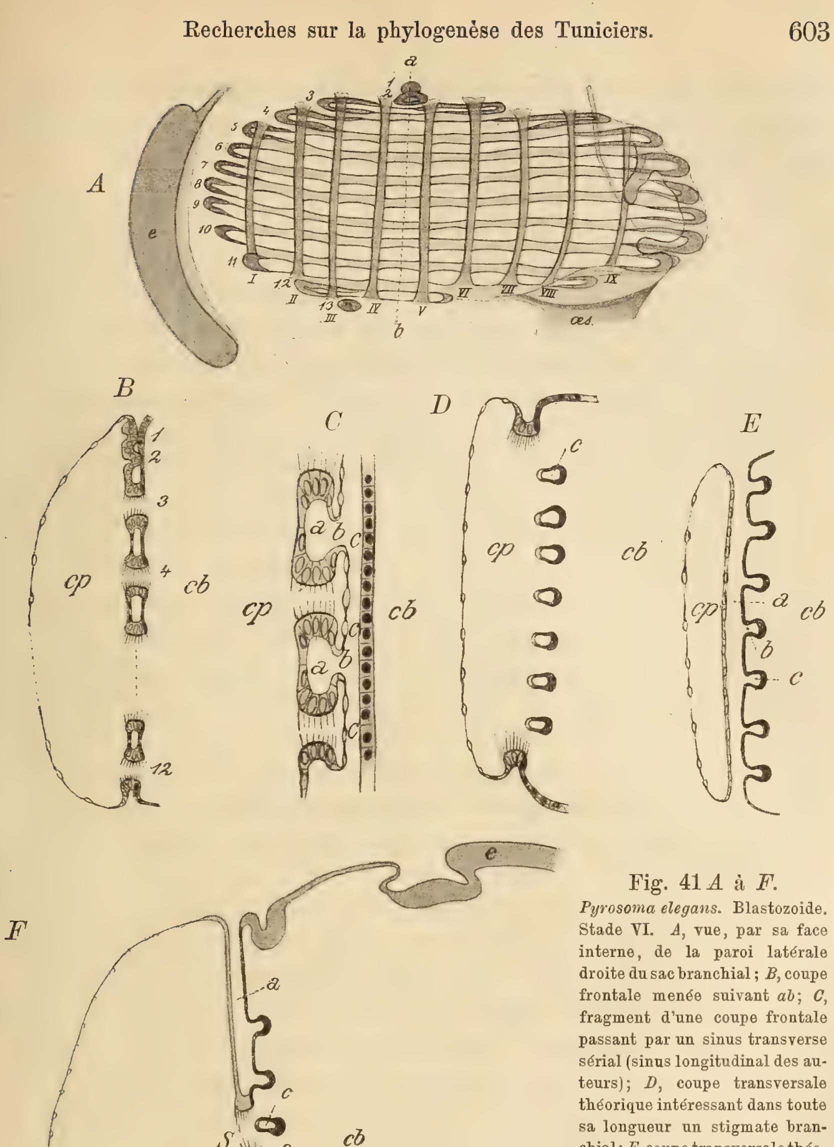


Fig. 41 *A* à *F*.

Pyrosoma elegans. Blastozoide. Stade VI. *A*, vue, par sa face interne, de la paroi latérale droite du sac branchial; *B*, coupe frontale menée suivant *ab*; *C*, fragment d'une coupe frontale passant par un sinus transverse sérial (sinus longitudinal des auteurs); *D*, coupe transversale théorique intéressant dans toute sa longueur un stigmate branchial; *E*, coupe transversale théorique intéressant dans toute sa longueur un sinus interstigmatique; *F*, coupe transversale réelle intéressant obliquement 2 stigmates branchiaux et 2 sinus interstigmatiques.

e, endostyle; *oes*, oesophage; *cp*, cavité péribranchiale; *cb*, cavité branchiale; *a*, sinus interstigmatique; *c*, sinus transverse sérial; *b*, court sinus anastomotique; *S*, stigmate branchial.

semble-t-il que les divers stigmates branchiaux ont apparu comme des perforations autonomes, localisées et sans connexions entre elles, des parois branchiale latérale et péribranchiale interne.

En réalité, nous avons vu que tous les stigmates transverses de la rangée longitudinale unique de *Pyrosoma* se forment, à la façon des stigmates longitudinaux d'une même rangée transversale primitive du blastozoide d'une Ascidie sociale ou composée, aux dépens d'une même ébauche. Il existe pourtant une différence. Tandis que chez le blastozoide des Ascidiens les stigmates d'une même rangée transversale procèdent du plissement d'une même bande épaissie de l'épithélium branchial, chez *Pyrosoma*, ils procèdent du plissement d'une même bande épaissie de l'épithélium péribranchial interne (ébauche péribranchiale de la fente branchiale). Quelle est la cause première de cette différence? C'est ce que je ne puis, pour le moment, décider.

Mais, ce qui est certain, c'est qu'elle a pour conséquence immédiate que, chez tous les Ascidiens (oozoides et blastozoides), les bords ciliés des stigmates branchiaux procèdent de la paroi épithéliale du sac branchial, tandis que chez *Pyrosoma*, ils procèdent de la paroi épithéliale interne de la cavité péribranchiale, de sorte que les sinus interstigmatiques des Ascidiens ont leur seule paroi externe d'origine péribranchiale, tandis que leurs homologues chez les Pyrosomes, les soi-disant sinus transverses, ont leur seule paroi interne d'origine branchiale.

Il en découle nécessairement une autre conséquence qui, d'une part, touche à la formation et à la nature des parois des sinus transverses sériaux, qui, dans le développement de la branchie des Ascidiens, coupent transversalement, en leur milieu, les stigmates d'une même rangée transversale primitive, et, d'autre part, touche à la formation et à la nature des soi-disant sinus longitudinaux des Pyrosomes, sinus qui, dans ma manière de voir, doivent être les homologues de ces sinus transverses sériaux des Ascidiens.

On sait, en effet, que chez les Ascidiens, ces sinus transverses sériaux — et il ne saurait en être autrement attendu qu'ils se forment secondairement après que les stigmates se sont perforés — ont pour origine des papilles de la paroi interne (branchiale) des sinus interstigmatiques d'une même rangée transversale de stigmates, papilles dont le nombre est, en général, égal à celui de ces sinus interstigmatiques et qui se soudent ensuite par leurs extrémités bifurquées. Il en résulte que toutes les parois des sinus transverses sériaux des

Ascidiens procèdent de l'épithélium branchial. Il n'en est pas de même pour les soi-disant sinus longitudinaux des Pyrosomes, qui se forment en même temps que les stigmates branchiaux se perforent, ce qui est en corrélation avec le fait que ces stigmates résultent du plissement de l'épithélium péribranchial interne et non pas, comme chez les Ascidiens, du plissement de l'épithélium branchial.

Nous avons vu qu'au stade précédent (fig. 40 *C*), au niveau de chaque barre longitudinale, suivant laquelle l'épithélium branchial est resté cubique, le fond des plis péribranchiaux était constitué, comme leurs parois antérieure et postérieure, par un épithélium cubique, souvent séparé de l'épithélium branchial par une mince fente, établissant une communication entre les deux sinus interstigmatiques voisins. Cette fente est l'ébauche d'une portion du soi-disant sinus longitudinal correspondant.

En effet, au stade qui nous occupe actuellement, une coupe frontale (fig. 41 *C*) intéressant une barre longitudinale suivant sa longueur nous montre que: 1°. les petites fentes dont je viens de parler se sont accrûes et transformées en un espace sanguin continu (soi-disant sinus longitudinal) (*c*) qui communique (*b*) avec tous les sinus interstigmatiques (*a*); 2°. l'épithélium du fond des plis péribranchiaux est devenu pavimenteux simple et constitue la paroi externe de ce sinus *c*; 3°. les parois épithéliales antérieure et postérieure de ces plis péribranchiaux sont restées cylindriques et devenues ciliées, comme au niveau des parties perforées des plis (stigmates branchiaux).

D'autre part, l'examen des coupes transversales (fig. 41 *D*, *E*, *F*) nous montre, en outre, que dans toute leur longueur les barres longitudinales du stade précédent font saillie dans la cavité branchiale et constituent la paroi interne des soi-disant sinus longitudinaux (*c*). Comme on le voit, ces sinus de *Pyrosoma* ont leur paroi externe d'origine péribranchiale et leur paroi interne, d'origine branchiale. Or, en dépit de l'origine partiellement différente de leurs parois, les soi-disant sinus longitudinaux de *Pyrosoma* sont homologues aux sinus transverses sériaux des Ascidiens et ne correspondent nullement aux sinus longitudinaux de ces derniers. C'est ce que je développerai plus loin, dans mes conclusions relatives à la branchie de *Pyrosoma*.

Les fig. 41 *D* et 41 *E*, qui représentent respectivement une coupe transversale théorique, intéressant, dans toute sa longueur, un stigmate branchial (fig. 41 *D*) et un sinus interstigmatique (fig. 41 *E*) rendent bien compte du processus que je viens de faire connaître. La fig. 41 *F*, qui est une figure réelle, représentant un fragment de coupe

transversale de la branchie au stade qui nous occupe, nous montre associées les images fournies par ces deux figures théoriques, ce qui dépend de ce qu'une coupe transversale réelle ne peut jamais intéresser, dans toute sa longueur, un seul stigmate ou un seul sinus interstigmatique, mais intéresse obliquement plusieurs de ces organes.

De l'ensemble de mes recherches sur la formation et la structure des stigmates branchiaux de *Pyrosoma* je conclus:

1°. L'ébauche commune, aux dépens de laquelle se forment tous les stigmates branchiaux transverses d'un même côté du sac branchial est l'homologue de la fente branchiale correspondante d'une Salpe et de l'une des 2 ou 3 fentes branchiales d'un Ascidien.

2°. *Pyrosoma* est donc un Tunicier pourvu d'une seule paire de fentes branchiales.

3°. L'ensemble des stigmates branchiaux transverses, disposés en une rangée longitudinale unique, que présente chaque paroi latérale du sac branchial, est l'homologue de l'ensemble des stigmates qui, chez un Ascidien, dérivent d'une même fente branchiale, oblique ou transversale.

4°. Les stigmates branchiaux de *Pyrosoma* ne sont pas homologues aux protostigmates des Ascidiens, qui, en fait, ne sont que des formations secondaires, ainsi que le prouve leur absence chez *Clavelina*[1] et qui ne représentent que les produits d'une division transversale précoce des fentes branchiales, dûe sans doute à une inégalité de croissance entre les fentes branchiales et les cavités péribranchiales. Ils sont homologues aux stigmates d'une même rangée primitive de *Clavelina.* De part comme d'autre, ils sont les produits de divisions successives opérées par des plans de section perpendiculaires au grand axe d'une même fente branchiale.

5°. Les soi-disant sinus transverses de *Pyrosoma* sont homologues aux sinus interstigmatiques des Ascidiens.

6°. Les soi-disant sinus longitudinaux de *Pyrosoma* correspondent bien aux sinus transverses sériaux et non pas aux sinus longitudinaux des Ascidiens. Comme les sinus transverses sériaux des Ascidiens, non seulement ils coupent les stigmates branchiaux perpendiculairement à leur grand axe, mais leur union avec les sinus interstigmatiques est primitive, tandis que les sinus longitudinaux des Ascidiens, d'après leur mode de formation, ne sont primitivement unis qu'avec les sinus intersériaux primitifs qui séparent les fentes branchiales. C'est pourquoi il ne peut exister de sinus longitudinaux que chez des

[1] On verra plus loin qu'il en est de même chez *Archiascidia neapolitana*, qui est, sans aucun doute, un Ascidien plus primitif que *Clavelina*.

Tuniciers pourvus de deux fentes branchiales au moins. Si les sinus transverses de *Pyrosoma* paraissent longitudinaux, c'est que la fente branchiale unique, d'oblique qu'elle était primitivement, comme le montre sa première ébauche, a acquis secondairement une position longitudinale.

III. Quelques considérations générales concernant l'histoire phylogénique des Tuniciers.

De cet ensemble d'observations concernant le développement de la branchie des Tuniciers, je crois pouvoir déduire les conclusions suivantes relatives à la phylogenèse des Tuniciers.

1°. La forme la plus simple des Tuniciers de la nature actuelle est représentée par les Appendiculaires, Tuniciers errants, qui sont les plus voisins de la forme-souche de tout l'embranchement, forme-souche que j'appellerai *Prototunicata*. Les Appendiculaires sont, comme l'était *Prototunicata*, pourvus d'une pseudo-queue locomotrice et d'un sac branchial s'ouvrant à l'extérieur par une paire unique de tubes branchiaux. Chaque tube branchial (Fol, Goldschmidt) est le résultat de l'accolement, suivi de perforation, d'une évagination latérale, tubulaire, de la paroi du sac branchial et d'une invagination latérale, tubulaire, de l'ectoderme. Ces deux culs-de-sacs épithéliaux, d'origine distincte, ont sensiblement la même profondeur. L'anneau cilié, qui siège au point de soudure de ces deux culs-de-sacs, est l'homologue d'une fente branchiale de Céphalochordé et de Vertébré.

2°. Les Salpes dérivent directement de formes organisées à la façon des Appendiculaires. L'appareil branchial a, chez elles, subi des modifications secondaires. Tandis que l'évagination branchiale de chaque fente branchiale s'élargissait, sa profondeur, par contre, se réduisait. Mais, l'invagination de l'ectoderme, tout en s'élargissant, a continué, en même temps, à s'approfondir et est devenue l'une des cavités péribranchiales. Il en est résulté, d'une part, que les fentes branchiales de la paire unique sont beaucoup plus étendues que chez Appendiculaires et, d'autre part, que les deux cavités péribranchiales se sont accolées, puis fusionnées, pour constituer un cloaque, s'ouvrant à l'extérieur par un orifice cloacal unique, produit de l'union des deux orifices externes (péribranchiaux) de ces cavités. Ce cloaque, une fois apparu, s'est maintenu, au cours de la phylogenèse, chez tous les autres Tuniciers.

Quant aux gouttières ciliées, que MM. Todaro et Lahille ont

décrites chez les Salpes sous le nom d'hémitrémas, elles n'ont rien à voir avec la formation des stigmates branchiaux.

3°. Mais, si les Appendiculaires et les Salpes sont des Tuniciers errants pourvus d'une seule paire de fentes branchiales indivises, les autres Tuniciers errants, Pyrosomides et Doliolides — les premiers à coup sûr et les seconds probablement — sont pourvus aussi d'une seule paire de fentes branchiales, mais ces fentes se sont subdivisées perpendiculairement à leur grand axe. Cette complication, en corrélation sans doute avec la première étape d'un accroissement de la surface respiratoire, a eu pour résultat la transformation de la fente branchiale unique en une rangée unique de stigmates branchiaux. Chez les Doliolides, cette rangée est, d'une façon générale, oblique par rapport à l'axe antéro-postérieur du sac branchial. Chez les Pyrosomides, elle devient secondairement parallèle à cet axe.

4°. Tous les Tuniciers errants de la nature actuelle sont donc pourvus d'une seule paire de fentes branchiales, indivises chez les Appendiculaires et les Salpes, subdivisées en une rangée unique de stigmates branchiaux chez les Pyrosomides — et probablement chez les Doliolides.

5°. Chez tous les Ascidiens de la nature actuelle, pendant une longue phase de l'ontogenèse, il existe deux paires de fentes branchiales indivises. L'histoire du développement nous montre que les deux fentes branchiales d'un même côté du corps apparaissent successivement ou simultanément, mais en tout cas séparément, l'une derrière l'autre, et nous n'avons aucune raison d'admettre que ces deux fentes proviennent de la subdivision d'une même fente primitive. Tout tend à prouver, au contraire, que la 2ème fente a apparu secondairement en arrière de la 1ère. Ce stade primitif du développement des Ascidiens, stade caractérisé par la présence de deux paires de fentes branchiales indivises, tout en persistant longtemps, n'est pourtant que transitoire dans l'ontogenèse des Ascidiens actuels. Aucun Tunicier connu n'offre cette disposition à l'état permanent. J'admets néanmoins qu'il a dû exister au cours de la phylogenèse et j'appellerai *Protoascidia* cette forme hypothétique, qui a dû être la souche de tous les Ascidiens. Elle dérivait probablement de *Prototunicata* par adjonction d'une nouvelle paire de fentes branchiales en arrière de la 1ère et il est probable que *Protoascidia* ne possédait pas de cloaque.

6°. Par subdivisions successives de chacune des fentes branchiales de *Protoascidia*, subdivisions opérées perpendiculairement au grand axe

de ces fentes, s'est constituée une autre forme, à surface respiratoire plus considérable encore, que j'appellerai *Archiascidia*. Elle est caractérisée par la présence d'un cloaque et de deux paires de fentes branchiales, placées l'une derrière l'autre, mais subdivisées de façon à constituer deux paires de rangées de stigmates branchiaux.

Ce stade important de l'histoire phylogénique des Ascidiens est représenté transitoirement, mais pendant une longue période du développement ontogénique, chez *Clavelina*.

Jusqu'à ce jour, il était inconnu à l'état permanent, parmi les Ascidiens vivant actuellement. J'ai eu la chance de le trouver réalisé chez un Tunicier de la Baie de Naples. Il est représenté par une jolie petite Ascidie transparente, que je propose d'appeler *Archiascidia neapolitana* et que je décrirai prochainement d'une façon détaillée. Par tout l'ensemble de son organisation, *Archiascidia neapolitana*, quoique voisine de *Clavelina*, est une forme beaucoup plus primitive. Pour le moment, je ne m'attacherai qu'à signaler le trait essentiel de la structure de son sac branchial. De chaque côté du corps (fig. 42), il existe, chez l'animal adulte, deux rangées transversales de stigmates branchiaux. Fait intéressant, dans son ensemble la rangée antérieure est, comme la rangée unique des Doliolides, oblique par rapport à l'axe antéro-postérieur du sac branchial, ou plutôt elle décrit une courbe, dont la concavité regarde en avant et ventralement. La rangée postérieure, dans son ensemble, est disposée, comme la rangée unique des Pyrosomides, parallèlement à l'axe antéro-postérieur du sac branchial; elle siège du côté dorsal seulement, le long de la ligne médio-dorsale. Tandis que les stigmates branchiaux, allongés, de la rangée antérieure ont leur grand axe oblique, ceux de la rangée postérieure ont leur grand axe transversal. Que ces deux rangées résultent bien de la subdivision de deux fentes branchiales, homologues à celles de *Protoascidia*, c'est ce dont je ne puis douter, ayant eu l'occasion d'étudier quelques stades du développement embryonnaire de cette espèce vivipare, et notamment le stade à deux paires de fentes branchiales indivises, s'ouvrant dans les deux cavités péribranchiales, dont les

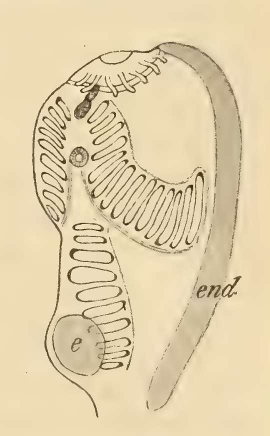


Fig. 42.
Archiascidia neapolitana. Vue, un peu oblique, par la face latérale droite, du sac branchial. *end*, endostyle; *e*, embryon dans la chambre incubatrice.

orifices péribranchiaux sont très écartés de la ligne médio-dorsale. Chez l'adulte, bien qu'il existe un cloaque, résultant du fusionnement des deux cavités péribranchiales, du côté dorsal, cependant les limites de ces dernières ne s'étendent pas, du côté ventral, au delà de la région occupée latéralement par les stigmates branchiaux; il y a donc une longue distance entre l'endostyle et le bord ventral des deux cavités péribranchiales, du moins au niveau des stigmates de la 2ème rangée.

7°. Mais, chez *Clavelina*, qui est la forme actuelle la plus voisine de *Archiascidia*, les deux rangées de stigmates branchiaux, issues des deux fentes branchiales, se dédoublent secondairement, suivant le processus que j'ai indiqué plus haut et la branchie se complique de cette façon, en augmentant encore la surface respiratoire. Toutefois, ce qui est caractéristique, c'est que chez cette forme d'Ascidien, très primitive encore, il n' existe jamais de protostigmates, ce qui revient à dire qu'il y a harmonie parfaite entre la croissance des fentes branchiales dans le sens transversal et la croissance des cavités péribranchiales dans le même sens.

Chez tous les autres Ascidiens, au contraire, il se forme des protostigmates. Quelle est la signification de cette nouvelle acquisition? La façon dont les protostigmates se forment chez les Ascidies simples, où ces éléments atteignent leur apogée, semble nous démontrer que cette acquisition nouvelle a eu pour origine une désharmonie entre la croissance transversale de la fente branchiale et celle du sac branchial. On a l'impression comme si la fente branchiale, ne trouvant pas d'espace suffisant pour continuer à croître vers la ligne médio-ventrale, se recourbait en fer à cheval vers la face dorsale du sac branchial, pour se couper ensuite, perpendiculairement à son grand axe primitif, au niveau de cette courbure.

Ce phénomène a dû s'effectuer déjà chez des Ascidiens pourvus de deux paires de fentes branchiales seulement. Nous avons vu qu'il s'accomplit, en effet, chez *Perophora* et *Distaplia*. Toutefois, chez *Perophora* et *Distaplia* — et ceci est sans doute en corrélation avec le volume plus considérable de l'œuf et l'accumulation du vitellus — le processus primitif s'accomplit sous une forme cœnogénique.

J'admets que notamment la plupart des Ascidiens que M. Lahille a réunis dans son Ordre des *Aplousobranchiata*[1] dérivent d'une forme, très voisine de *Distaplia* et de *Perophora Listeri*, caractérisée par ce fait que les deux paires de fentes branchiales, donnaient naissance:

[1] A l'exception, bien entendu, des Pyrosomides et des Doliolides, que M. Lahille range parmi les Ascidiens.

d'abord à 4 paires de protostigmates, allongés dans le sens transversal; puis, à 4 paires de rangées transversales de stigmates branchiaux. De cette forme, dont le sac branchial, comme celui des Ascidiens plus primitifs, était encore dépourvu de sinus longitudinaux, seraient issues, non seulement d'autres formes d'Ascidiens aplousobranches, chez lesquelles les 4 rangées primitives de stigmates branchiaux se dédoublent secondairement, mais encore des Ascidiens qui, tout en n'étant pourvus que de deux paires de fentes branchiales, ont acquis, en outre, des sinus longitudinaux plus ou moins complets et peut-être même déjà des plis longitudinaux de la branchie, toutes formations déterminant un nouvel accroissement de la surface respiratoire. La disposition réalisée chez *Perophora Banyulensis* Lahille et le fait que chez l'embryon des Ascidiidæ, des Molgulidæ et des Cynthiidæ les premiers sinus longitudinaux apparaissent quand il n'existe encore que 2 paires de fentes branchiales en train de se transformer en les 4 premières paires de protostigmates prouvent, en effet, que c'est chez des Ascidiens pourvus de 2 paires de fentes branchiales que se sont formés, pour la première fois, les sinus longitudinaux.

Une fois apparus, ces sinus longitudinaux se sont maintenus, au cours de la phylogenèse, chez tous les Ascidiens plus récents.

8°. A ces formes d'Ascidiens, caractérisées essentiellement par la présence de deux paires de fentes branchiales divisées en 4 paires de protostigmates et par la présence de sinus longitudinaux, ont succédé, enfin, dans le cours de la phylogenèse, les formes les plus élevées actuelles, caractérisées surtout par l'apparition, en arrière de la 2ème fente branchiale, d'une 3ème fente branchiale, qui s'est comportée comme les deux premières. Telles sont notamment toutes les Ascidies simples appartenant aux familles des Ascidiidæ, des Molgulidæ et des Cynthiidæ.

Il conviendrait de rechercher si les Ascidies composées telles que les Polystyelidæ et les Botryllidæ qui, comme les Ascidiidæ, les Molgulidæ et les Cynthiidæ, possèdent des sinus longitudinaux ou des plis longitudinaux de la branchie, sont, comme ces dernières, des Ascidiens pourvus de 3 paires de fentes branchiales, ou bien si elles n'en possèdent que 2 paires.

Liège le 20 novembre 1903.

Über Ostracolethe und einige Folgerungen für das System der Gastropoden.

Von

Dr. Heinrich Simroth

(Leipzig-Gautzsch).

Mit Taf. XXXII.

In den folgenden Blättern lege ich den Fachgenossen eine Arbeit vor, die schon im Frühjahr 1902 niedergeschrieben wurde. Sie ist nur so weit abgeändert, als eine Anzahl der darin niedergelegten Schlüsse bereits auf der Versammlung der Deutschen Zoologischen Gesellschaft in Gießen vorgebracht wurde. Auf jeden Fall fühlte ich mich verpflichtet, die im Zoologischen Anzeiger (35) in vorläufiger Mitteilung geschilderte merkwürdige Schnecke in breiterer Ausführung, auf Abbildungen gestützt, zu beschreiben, wodurch hoffentlich die weiteren Ableitungen eine festere Grundlage erhalten.

Die Diagnose der neuen Gattung, die ich auf Grund allerdings nur eines Exemplars gegeben habe (35), würde in präziser Form etwa so lauten:

Eine Nacktschnecke mit frei nach Art einer Gehäuseschnecke hervortretendem Eingeweidebruchsack, der auf einem tiefen Ausschnitt des Fußrückens ruht. Der Bruchsack ist überzogen von einem dünnen Mantel, unter dem sich eine eigenartige Schale befindet. Sie besteht vorn aus einer breiten, kurzen Kalkplatte, die zur Oberfläche des Bruchsackes fast senkrecht steht und fest in die Eingeweide eingedrückt ist. An ihrem Hinterrande setzt sie sich in eine außerordentlich dünne Conchinmembran fort, welche sich zunächst nach vorn auf die Platte legt, dann den Eingeweidebruchsack überzieht und mit einem hinteren Zipfel aus einer feinen Mantelspalte frei herausragt.

Der Mund liegt in einer kreisrunden Scheibe. Der Fuß ist

schmal, aulacopod, sein Rücken hinten gekielt; er läuft in ein kleines Horn aus, ohne daß indes darunter eine Schwanzdrüse läge.

Die Radula enthält viele Reihen kleiner, zweispitziger Zähne, je 650—700 in einer Reihe. Die Radulascheide hat einen breiten Hinterrand, der beiderseits aufgerollt ist, wie die Volute einer ionischen Säule.

Die Genitalenden sind durch die Ausgestaltung des Epiphallus, wie durch Anhänge und Verbindungsgänge gleichermaßen ausgezeichnet. Nachdem sich der Samenleiter vom Oviduct getrennt hat, verschmilzt er bald wieder mit ihm, um sich dann definitiv abzulösen und zum Epiphallus zu ziehen. Dieser ist birnförmig, mit distaler Verjüngung und hat zwei ebensolche, kleinere Nebenanhänge. Von der Verschmelzungsstelle geht außerdem ein Gang (oder Muskel?) nach dem distalen Penisende; ebenso sitzt an der gleichen Stelle ein aus flachen, muskulösen, in der Mitte durchbohrten, in einer Ebene ausgebreiteten und der Körperwand angehefteten Scheiben aufgebautes Organ, vermutlich ein Samenfilter, den Genitalwegen an.

Species: *Ostracolethe Fruhstorferi* Simroth.

Da die Genusdiagnose nach einem Individuum gemacht ist, läßt sich nicht entscheiden, wie viel von ihr der Art, wieviel der Gattung zukommt. Die Länge des Tieres erreicht etwa 25 mm, die größte Sohlenbreite noch nicht 3 mm.

Hab. Tongking. Mt. Mausson.

Historisches.

Wiewohl die Form erst am 30. Dezember 1901 das Licht der literarischen Welt erblickte, erscheint doch bereits eine historisch-kritische Bemerkung am Platze. An demselben Tage nämlich veröffentlichte Collinge die Beschreibung seiner neuen Gattung *Myotesta* mit mehreren Arten (7). Die Tiere stammen von demselben Fundort und aus derselben Quelle. Sie sind im Äußeren der *Ostracolethe* so ähnlich, daß ich sofort an Identität dachte (36). Leider sind die Bemühungen, noch Material zu einem gründlichen Vergleiche zu erlangen, umsonst gewesen. Herr Collinge schreibt mir, daß er weder den conchinösen Teil der Schale, noch das aus scheibenförmigen Abschnitten aufgebaute Samenfilter finden konnte. Nun sind aber die nach England gewanderten Exemplare beträchtlich größer als das Stück, das mir vorlag. Es wäre daher wohl denkbar, daß das zarte Periostracum mit zunehmendem Alter einer mehr oder weniger weitgehenden Resorption anheimfiele, ebenso daß das Samen-

filter, schon bei meiner Schnecke fest an die Körperwand geheftet, mit weiterem Wachstum in die Muskulatur des Integuments sich verbärge und von ihr überwachsen würde. Es bleibt mir nichts übrig, als künftige Sammler auf die interessanten Tiere aufmerksam zu machen, damit die meiner Meinung nach noch offene Frage gelöst werden möchte.

Beschreibung des Äußeren.

Umriß und Habitus ergeben sich etwa aus Fig. 1—4, wobei Fig. 1 allerdings die Schlankheit des Schwanzes und die scharfe Abtrennung des Intestinalsackes wenig scharf zum Ausdruck bringt, weil sie hergestellt wurde vor jeder weiteren Manipulation, um zunächst den natürlichen Habitus zu gewinnen. Um so besser tritt das Verhältnis des Bruchsackes zu dem tiefen Schwanzausschnitt hervor in Fig. 2, wo der Mantel bis auf die Mantelkappe wegpräpariert und der Vorderkörper vom Schwanz abgebogen wurde. Der Ausschnitt des Schwanzes hat, wie bei *Parmacella* und Verwandten, eine glatte Haut. Rings läuft eine Fußleiste scharf abgesetzt entlang, hinten gegen das Ende verbreitert und oben ein kurzes Hörnchen bildend. Die Skulptur der Haut besteht aus den gewöhnlichen, aber recht feinen, scharfen, länglichen Runzeln, die jedoch nach vorn, im Umfange und unter der Mantelkappe, so weit zurücktreten, daß die Seiten des Nackens völlig glatt erscheinen und die sonst übliche Rinnenskulptur nur durch die Zeichnung angedeutet wird.

Die Sohle, vorn fast 3 mm breit, verschmälert sich allmählich nach hinten. Die Rinnen sind deutlich, das Mittelfeld ist, wenigstens in der vorderen Hälfte, ebenso breit wie die Seitenfelder.

Die Umgebung des Mundes bildet eine kreisförmige Scheibe (Fig. 7) mit ziemlich genau und symmetrisch verteilten Runzeln und Rinnen, im Bogen über dem Kiefer, unten eine senkrechte Mittelrunzel, und von beiden Seiten rechts und links unten gegen diese konvergierend die übrigen Rinnen. Trotz einer gewissen Ähnlichkeit mit der kreisförmigen Endfläche der *Cyclostoma*-Schnauze ist der Skulptur wegen kaum anzunehmen, daß eine Beteiligung an der Lokomotion statthat.

Vier Fühler wie gewöhnlich, soweit aus den retrahierten Organen ein Urteil zu gewinnen ist, ebenso die Fußdrüsenspalte und die Geschlechtsöffnung hinter den rechten Tentakeln.

Ein Unterschied gegen Collinges Beschreibung findet sich vielleicht noch in der Lage des Pneumostoms. In der Skizze Fig. 4

liegt es hinter der Mitte des Mantels, wenn man diesen von dem Vorderende der Kappe bis zur Spitze des Intestinalsackes rechnet. Collinge gibt an, daß es bei *Myotesta* vor der Mitte liegen soll. Doch ist wohl deshalb weniger auf die Bestimmung zu geben, weil von einem Mantel in dem gewöhnlichen Sinne der Limaciden nicht geredet werden kann. Ich habe leider auf diese Kleinigkeit nicht genau geachtet, ob etwa in Fig. 4 die Ansicht des Mittelkörpers schräg von vorn genommen ist. An dem zerschnittenen Stück ist die Kontrolle unmöglich. An und für sich kommt gerade hier nichts darauf an, denn es handelt sich keineswegs um einen Rückschluß auf die anatomischen Verhältnisse, wie etwa bei *Limax* und *Arion*, wo allerdings die genaue Lagebestimmung von wesentlichem Einfluß ist.

Noch ist endlich eines feinen Schalenzipfels zu gedenken, der als ein ganz kleines Schwänzchen im linken hinteren Umfange aus dem Überzug des Intestinalsackes hervortritt (Fig. 5 *sz*). Er fällt wenig auf, ja es gelang mir nicht bei vorsichtigem Zerschneiden die feine Spalte nachzuweisen, durch die er aus der Schalentasche hervortrat, trotzdem ich ihn von innen her leicht hereinzog, selbstverständlich nach Eröffnung dieser Tasche. Jedenfalls bezeichnet die Stelle den Mantelporus, den Täuber bei allen Nacktschnecken fand, die er darauf untersuchte (42).

Die Färbung.

Wenn wir an den Seiten des Fußes allerlei Fleckung und Scheckung sehen von wenig typischer Verteilung (Fig. 1), so wird man, wie ich glaube, zu einem richtigen Urteil nur gelangen unter der wiederholt von mir vertretenen Annahme, wonach die Haut der Stylommatophoren zugleich ein Exkretionsorgan darstellt, das außer dem Schleim noch mancherlei Stoffe entweder nach außen befördert oder aber in seinen Zellen aufspeichert. So dunkel das Kapitel noch ist, so liegen doch Gründe vor für die Annahme, daß die abgeschiedenen Stoffe nicht aus dem Ektoderm stammen, sondern aus tieferen Gewebselementen, vermutlich in letzter Instanz aus dem Blute. Für das Pigment läßt sich's am wahrscheinlichsten machen, und ich halte die Farbzellen, wenigstens die meisten, mögen sie auch zwischen dem Epithel liegen, so gut wie bei den Wirbeltieren, für Elemente von mesodermaler Natur. Noch jüngst konnte ich bei der *Philomycus*-Reihe darauf hinweisen, daß das Pigment ursprünglich in der Cutis liegt und erst bei den fortgeschrittensten Formen oberflächlich, ja daß es bei einer der ursprünglicheren Arten noch an die Arterien des Vorderkörpers sich

bindet (41). Bei unseren Limaces und Arionen haben wir entsprechend das Pigment bald in der Haut fest, bald aus Farbdrüsen nach außen entleert und dem Schleim beigemischt.

Anders steht es mit dem dicken weißlichen Farbstoff, der bei manchen tropischen Nacktschnecken, ohne nach außen durchzubrechen, sich in den Epithelien ablagert. Noch fehlt es an geeigneten Untersuchungen, und es ist bloß eine auf den Augenschein gegründete Vermutung, daß es sich um Stickstoffverbindungen aus der Harnsäuregruppe, vielleicht um Harnsäure selbst, handelt. Ja es scheint, daß derartige Hautablagerungen bei den Gehäuseschnecken fehlen, und man hätte wohl anzunehmen, daß dieser Stickstoffüberschuß bei ihnen in der Conchinunterlage der Schale seine Verwendung findet. Bei deren Rückbildung würde er dann in die Haut verlagert werden können, die man als Speicherniere betrachten könnte.

Mag die Vermutung im einzelnen das Richtige treffen oder nicht, jedenfalls haben wir es in der Haut der *Ostracolethe* mit zwei derartigen Stoffen zu tun, einem schwarzbraunen Pigment und einer dick weißlichen Materie. Soweit sie an den Körperseiten die einzelnen Runzeln ausfüllt, haben wir die hellen Flecken, wo sie fehlt, den dunklen Grund.

Vorn im Nacken laufen drei dunkelschwarze verwaschene Linien nach vorn, eine im Gebiet der medianen Nackenfurchen (Fig. 3), und zwei seitlich im Gebiet der sogenannten Genitalfurchen, von denen freilich bloß die rechte nach der Geschlechtsöffnung herabzieht. So lange die dunkeln Stellen bei der Alkoholkontraktion noch von irgendwelchem Plasmagerinnsel der Epithelien oder des Schleimes getrübt werden, erscheinen sie blau. Beim Aufweichen im Wasser ist der Farbstoff rein schwarz. Vorn zwischen den Fühlern strahlt eine Anzahl nach vorn zugespitzter schwarzer Streifen aus (Figg. 3 und 6), durch je eine Furche getrennt, welche den Rand der Mundscheibe einkerbt und hier in eine Furche zwischen den Runzeln über dem Kiefer übergeht. An den Genitalfurchen (Figg. 1, 2, 4) werden die dunkeln Streifen eben von den Furchen und ihrer Verzweigung als von hellen Stellen unterbrochen.

Die glatte Haut des Rückenausschnittes, auf der der Intestinalsack ruht, ist hinten schwarz und wird nach vorn, also immer weiter unter dem Intestinalsack, heller und heller.

Der braune Mantel hat eine feine netzartige Zeichnung mit helleren, rundlichen, oft zusammenfließenden Ausschnitten (Fig. 1 und 3); links verliert sie sich etwa in dem Niveau, in welchem der Schalenzipfel

heraussieht, d. h. in der Linie, in welcher der Mantel angewachsen ist, die zugleich die hintere untere Begrenzung der Schalentasche ausmacht. Noch bemerke ich, daß die hellen Flecke des Mantels nicht von der opaken weißlichen Substanz der Seitenrunzeln ausgefüllt sind.

Die Seitenfelder der Sohle sind vorn etwas grau angeflogen.

Innen ist kein Pigment vorhanden, mit Ausnahme allein der schwarzen Chromatophorenmuskeln.

Manteltasche und Schale.

Der Mantel erweist sich als eine zwar dünne, aber derbe, von verschiedenen sich kreuzenden Muskelbündeln durchzogene, glatte, gewissermaßen trockene Haut, welche dem Eingeweidesack ganz eng anliegt. Es bleibt nur Platz für ein äußerst dünnes Conchinhäutchen, das ich, auf seine Existenz nicht vorbereitet, leider nicht unverletzt herausbekam. Es ist mindestens so zart, wie das letzte Ende jener feinen Conchinmembran, welche bei manchen Formen aus der *Parmarion*-Gruppe hinten um den Eingeweidesack heruntergreift. Rechts, wo eine Brücke den Sack mit dem Pneumostom verbindet, greift es auch hinter dieser bis in den letzten Winkel der Schalentasche. Hinten ragt ein Zipfel, wie erwähnt, frei heraus; ich zog ihn leicht herein. Da es mir aber nicht gelang, die Spalte wahrzunehmen, und ich auch an der vorsichtig abgelösten Decke mit dem Mikroskop keine Spur einer Öffnung finden konnte, muß sie wohl unmittelbar am hinteren unteren Rande der Schalentasche gelegen haben.

Vorn ist man nun überrascht, eine tiefe Einbuchtung unter dem Visceralsack zu finden, in der eine kleine Kalkplatte steckt. Die Platte füllt die Höhle zunächst ganz aus, und in Fig. 2 sieht man diese nur nach stärkerem Auseinanderbiegen. Das Plättchen liegt also keineswegs dem Manteldach, wie sonst bei Nacktschnecken, platt an, sondern vergräbt sich, steil dagegen gerichtet, unter dem nach vorn übergewölbten Intestinalsack. Übrigens ist das Plättchen (Fig. 8) schief nach vorn und rechts gerichtet, nach dem Pneumostom zu, vorn zeigt es mehr Conchinüberzug oder Periostracum, hinten erscheint es nur weiß kalkig. An seinem Hinterrand aber setzt sich's in die zarte Conchinschale fort, die sich zunächst nach vorn biegt und sich vollständig auf die Platte legt, um nachher auf die Oberseite des Intestinalsackes sich hinüberzuschlagen. Die schematische Rekonstruktion zeigt die Textfigur, die ich früher gab (39).

Bei Betrachtung der dichten Mantelstruktur glaube ich nicht mehr,

gegenüber der Bemerkung in der vorläufigen Mitteilung, daß der Mantel im Leben so erweiterungsfähig ist, daß sich der Schalenknick wieder ausgleichen und die Kalkplatte dem Dach der Schalentasche wieder anschmiegen kann. Das würde eine viel zu starke Verlagerung und Beeinflussung der sog. Pallialorgane, namentlich der Lunge, bedingen. Auch spricht die Zerknitterung des Zipfels der Conchinschale dagegen. Während diese ganz strukturlos und glatt ist (Fig. 9), zeigt sich der Zipfel, der aus der Mantelspalte heraussieht, in einer Weise zerknittert und in allerfeinsten Zickzackfalten zusammengeschoben (wovon Fig. 10 nur einen oberflächlichen Eindruck geben kann), daß wohl nur eine ganz allmähliche Umbildung und fortdauernder Druck eine derartig gründliche Zusammenfassung bewirken konnte. Eine einmalige plötzliche Kontraktion im Alkoholtode hätte wohl das Ende kaum durch eine ganz feine Spalte herausgepreßt und dabei höchstens einige Falten erzeugt; auch wäre schwerlich der Zipfel so charakteristisch nach oben umgebogen. Bei unserer Form ist die Schale nicht nur in Rückbildung begriffen und ihrer Funktion entkleidet worden, sondern sie ist bis zu einem Grade aus ihren normalen Lagebeziehungen herausgedrängt und vernachlässigt, wie es schwerlich von irgend einem Gastropoden bisher bekannt ist. Ich habe den Gattungsnamen danach gewählt. Es ist wohl ohne weiteres verständlich, warum ich die Schale mit einer Ballonmütze verglich, die hinten in einen Zipfel ausgeht. Die Kalkplatte stellt den Schirm dar.

Bevor ich die Schalentasche verlasse, möchte ich noch auf die Oberfläche des freigelegten Intestinalsackes hinweisen (Fig. 2), deren Deutung mir im einzelnen freilich nicht gelang. Man sieht bräunliche Massen mit lauter runden Läppchen, die Leber (*l*). Außerdem liegt ein Teil des Vormagens (s. u.) als schwarzer Fleck der Fläche an (*d*). Sodann aber wird sie überzogen von einigen groben Zweigen, die zum Gebiet der Eingeweidearterie gehören (*c*). Wie die Intestinalarterie bei manchen Arten, z. B. *Arion empiricorum*, weiße Kalkablagerungen in ihren Wänden hat, so zeigen sich hier weißgelbe weiche Massen als ein unregelmäßiger flacher Belag meist am Rande, weniger auf der Fläche der Zweige. Sie gehören zu den mancherlei noch sehr zweifelhaften, jedenfalls aber für die Ökonomie des Gastropodenkörpers wichtigen Dingen, die man vorläufig wohl unter den Begriff des Bindegewebes einreiht. Eisessig hat weiter keine Einwirkung darauf, also ist Calciumcarbonat ausgeschlossen. Vermutlich hat man an eine sog. Speicherniere zu denken.

Von den Verdauungswerkzeugen.

Der blaßgelbe Kiefer (Figg. 7 und 11) ist auffallend weich, jedenfalls wenig widerstandsfähig für kräftiges Beißen. Seine Seiten sind etwas gerippt, in der Mitte ist die Vorderfläche eingesunken, ohne Parallele bei andern Pulmonaten. Die Radula gleicht in ihrer Papille den Janelliden und manchen Hinterkiemern; denn ihr Hinterrand mit den Odontoblasten bildet nicht die einfache gewöhnliche Rinne, sondern eine Doppelvolute, wie bei der ionischen Säule. Außerdem läßt sie sich, wenigstens in ihrer hinteren Hälfte, nicht in eine Fläche ausbreiten, sondern ist in scharfe und dauerhafte Längsfalten gelegt (Fig. 12), so daß allemal eine erhobene Stelle von einer gleich breiten Vertiefung abgelöst wird. Dem entspricht die Beschaffenheit des Odontophors. Wir finden keine regelrechten knorpeligen Zungenbalken, sondern eine Menge von Muskelbündeln, die sich in die Falten hineinlegen; so weit sich's eben klar legen ließ. Die Bezahnung ist außerordentlich fein und gleichmäßig. Es sieht aus, als liefen übersponnene Klaviersaiten quer über die Fläche. Ich zählte etwa 180 solcher Querreihen, und in einer nicht weniger als etwa 670 Zähne (in der vorläufigen Mitteilung sind infolge eines Versehens 630—640 angegeben). Ich glaube aber, daß ich die Seitenteile noch gar nicht ganz mitbekommen habe, infolge der komplizierten Faltung. Die Zahl steigt wahrscheinlich noch beträchtlich höher an. Ein Rhachiszahn ließ sich kaum mit Sicherheit unterscheiden. Jeder Zahn hat zwei Spitzen, nach der Mitte zu scharf, nach außen stumpfer; die äußere ist länger. An ein paar Stellen kamen Unregelmäßigkeiten vor, die sich natürlich in den verschiedenen Querreihen wiederholten. Die Summe der Zähne ist auf mindestens 120000—150000 zu schätzen, eine ganz außerordentlich hohe Zahl, und dabei vielleicht eins der gleichförmigsten Gebisse, die wir bei Schnecken finden.

Der kurze Schlund ging in einen ganz ungewöhnlich langen, zylindrischen, zartwandigen Vormagen über. Er durchzog den ganzen Vorderkörper, dann bog er durch eine weite Öffnung hinauf in den Eingeweidesack, indem er eine Schlinge bildete und sich seiner Oberfläche anlegte. Der ganz dünnwandige durchsichtige Schlauch war dicht mit schwarzem Detritus gefüllt, die Schnecke lebt von Moder oder Humus, den sie wohl mehr einschlürft als eigentlich frißt. Die Länge des Vormagens entspricht dem geringen Wert der Nahrung, von der große Quantitäten aufgenommen werden müssen. Ich kenne kaum eine Schnecke, die eine derartig lange Schlunderweiterung

hätte. Die Speicheldrüsen, länglich, wenig gelappt, die linke fast gar nicht, dabei ziemlich klein, liegen oben auf dem Vormagen, wo sie sich kaum berühren, viel weniger verschmelzen (Fig. 14). Leider war es nicht möglich, die übrigen Darmschlingen bei der Zartheit des Intestinalsackes mit Sicherheit zu verfolgen. Sie schienen wie bei einer *Helix* etwa, doch vielleicht kürzer. Die Leber beschränkt sich auf den Rückensack.

Muskeln und Drüsen.

Der Spindelmuskel (Fig. 15) kommt mit einfacher Wurzel von der Rückwand des Intestinalsackes, wenigstens wurde er von der Leibeshöhle des Vorderkörpers aus durch das weite Loch in den Intestinalsack bis zu seinem Ursprunge verfolgt, ohne daß dieser allerdings topographisch genau festgelegt wäre, — vielleicht ein Fehler für die Beurteilung der ursprünglichen Aufwindung. Der gemeinsame Stamm teilt sich ziemlich spät und unsymmetrisch in zwei Zweige, und diese spalten sich wieder unsymmetrisch, der linke eher als der rechte (Fig. 15). Der weitere Verlauf schien normal. Der rechte Ommatophorenretractor kreuzt sich mit dem Penis (Fig. 15*a*). Außerdem gab der Zweig einen Ast ab zum kleinen Tentakel und noch einen weiteren medianen zu einem Lappen, der wohl als die rechte Hälfte des Semperschen Organs oder aber als ein besonders gut einstülpbares Lippententakel gelten muß, was sich nicht entscheiden läßt. Auffallend genug bleibt der Ast auf jeden Fall. Die tiefe und proximal weit zurückliegende Schwärzung des Ommatophorenretractors läßt auf reichliche Ausstattung der Fühler schließen, nach Länge und Beweglichkeit.

Die Fußdrüse, wie gewöhnlich, in den Fuß eingebettet, doch von der Leibeshöhle aus zu erkennen.

Der Schlundring (Fig. 16).

Die oberen und unteren Schlundganglien zeigen hohe Verschmelzung. Die Cerebralknoten bilden beinahe ein Rechteck mit vorspringender Medianlinie, dadurch allein die Cerebralkommissur noch andeutend; abgegliederte Lappen sind nicht zu erkennen. Ähnlich ist es unter dem Schlund. Die Visceralknoten sind zu einer einheitlichen, nach hinten in einen Nervenschopf auslaufenden Masse verschmolzen, und diese wieder mit den Pedalganglien, und zwar rechts breiter als links, so daß die ideale Achse der Visceralmasse und der Nervenschopf nach rechts geneigt sind. Nur die Buccalganglien haben eine gesonderte Kommissur zwischen sich.

Die Geschlechtswerkzeuge (Figg. 17—22).

Die Gonade liegt im Bruchsack, die übrigen Teile fast ganz im Vorderkörper.

Die Zwitterdrüse, aus kleinen Acinis aufgebaut, zeigt nichts Ungewöhnliches, ebenso wie der wenig geschlängelte Zwittergang. Von da an aber beginnen die Besonderheiten. Wo er mit der zweilappigen Eiweißdrüse und dem Spermoviduct zusammentrifft, ist eine Aussackung, eine Tasche, die, für eine Vesicula seminalis zu groß, durch ihre Dicke und ihre gelbe Farbe sich von einer solchen unterscheidet (Fig. 17 und 17*a*). Man wird sie für eine spezialisierte Drüse nehmen müssen, die freilich ihrer Lage nach wohl nur aus einer Vesicula seminalis hervorgegangen sein oder ihr umgekehrt die Entstehung gegeben haben kann. Auf eine mäßige Strecke ist der Spermoviduct glatt und einfach, so daß dem weiteren Eileiterteil ein feiner Samengang rinnenartig ansitzt (Fig. 17). Nachher erweitert sich plötzlich der Leitweg, indem der Spermateil zu einer blättrigen Prostata wird, der Eileiter aber stark anschwillt und quillt. In Fig. 20 sieht man Vas deferens und Oviduct auseinandertreten und eine kurze Strecke weit nebeneinander hinziehen, um sich dann nochmals bei x zu verbinden. Über diese zweite Stelle war es mir unmöglich, im einzelnen vollkommen klar zu werden. Von hier aus sieht man wieder die Kanäle auseinandergehen als weiten Oviduct und engen Samenleiter. Der Oviduct geht nach einer Biegung in das kurze Atrium über. Der Samenleiter verdickt sich zu einem birnförmigen Epiphallus, der sich wieder bis zum Beginn des Penis verjüngt. Diesem Epiphallus sitzen aber noch zwei ebenso geformte, aber kleinere Organe an (Fig. 19 *fl*), ein mittleres und ein kleines. Sie münden in das distale Ende des großen. Die Nomenclatur kommt hier in Verlegenheit. Das große Organ hat, soweit sich's makroskopisch übersehen läßt, dieselbe Struktur wie die kleinen, derbwandig, wie gewöhnlich ein Epiphallus aussieht. Die Bezeichnung Epiphallus würde aber bloß dem größten Organ zukommen, da es allein die Strecke des Vas deferens darstellt, bez. von ihm durchbohrt wird. Die kleineren würde man gewöhnlich als Flagellen bezeichnen. Wahrscheinlich haben alle drei die gleiche Funktion, nämlich die Bildung einer komplizierten Spermatophorenhülse.

Am Übergang von Epiphallus und Penis sitzt der Penisretractor an (Fig. 18, 19, 20 *r.p*), eigentlich zwei, ein derbes kurzes und ein längeres schmächtiges Bündel. Ihr Ursprung am Integument ist

auffallend genug, sie kommen weder von der Seite noch von hinten, vom Diaphragma her, sondern von oben und vorn, vom Nacken, neben dem rechten Ommatophoren.

Der Penis besteht aus einem weiteren proximalen und einem engeren distalen Abschnitt, der ins Atrium mündet. Der proximale hat in locker abstehender Hülle einen kräftigen, gekrümmten Muskelzylinder, der wohl als eigentlicher Penis fungiert. Namentlich an seiner oberen Hälfte erkennt man deutlich die kräftige Ringmuskulatur (Fig. 20).

Die zweite Anheftungsstelle zwischen Oviduct und Samenleiter (Fig. 20) ist noch in mehrfacher Hinsicht bemerkenswert. Hier sitzt zunächst an das Receptaculum seminis, wiewohl es so im Spermoviduct vergraben war, daß präzise Angaben schwer sind. Fig. 21 zeigt es vergrößert. Der Stiel hat einige Längsfalten, die fein gekräuselt sind; sie lassen sich nicht auseinanderziehen, weil Kräuselungen benachbarter Falten brückenartig zusammenhängen; nach oben ist die Wand gefeldert, d. h. wohl mit Kissen von Drüsenepithel ausgestattet. Ich gebe die Zeichnung, weil sie von einem Organ stammt, das offenbar noch nicht funktioniert hat. Nach der ersten Copula werden sich seine Wände vermutlich dehnen und die Struktur verwischen. Herrn Collinges größere Exemplare mögen vielleicht Spermatophoren enthalten.

Ferner geht nun von dieser Stelle x ein Gang ab, der gerade zum Atrium, zur Vereinigung von Oviduct und Penis herabzieht (Fig. 19 *g*). Er zeigte sich als ein Längsmuskel, der ein Lumen zu haben schien. Ich will die Möglichkeit nicht ganz von der Hand weisen, daß wir es hier mit dem distalen Abschnitt des Blasenstiels zu tun haben; denn die Präparation gelang deshalb nur mangelhaft, weil die bewußte Stelle durch viele Muskelbündel fest an die rechte Körperwand geheftet war. Doch auch an der herausgenommenen Partie erschien der Gang unter dem Mikroskop vollständig, und es ist wohl wahrscheinlicher, daß wir es mit einer Vorrichtung zu tun haben, welche das Sperma bei Selbstbefruchtung aus dem Penis in den Eileiter hinaufführt. Der Fall stände ja nicht mehr isoliert, namentlich allerdings sind manche Raublungenschnecken der Selbstbefruchtung fähig, mit einer etwas verschiedenen Leitung.

Das Wunderlichste an der Stelle x sind endlich die knopfartigen Körper, die, in einer Ebene gelegen, ebenda der Körperwand sich anschmiegen, wo die Befestigung statthat (Figg. 18, 20, 22). Vierzehn Stück von annähernd gleicher Größe drängen sich anscheinend

ohne bestimmte Ordnung, ein kleines fünfzehntes findet sich unmittelbar am Eileiter (Fig. 22 *sch*). Jede der Scheiben hat ein feines, spaltförmiges, zentrales Lumen, sie ist aus dichten Ringmuskeln gebildet, untermischt mit radiären Fasern, die einzelne besonders kräftige Strahlen bilden. Bei dem kleinen fünfzehnten Stück, das wohl eine sich bildende Scheibe darstellt, sieht man bei verschiedener Einstellung deutlich, daß sich um das Lumen eine spiralige Muskulatur herumwindet. Leider macht es die Lichtbrechung der Strahlenbündel unmöglich, einen Gang zu finden, der Lumen mit Lumen verbindet; und doch ist ein solcher vermutlich da. Die Stellung der zentralen Lumina, die in Fig. 22 möglichst genau wiedergegeben ist, deutet darauf hin, daß ein Kanal (oder mehrere) von rechts nach links durch die 14 Scheiben und schließlich durch die engste 15. geht und von da weiter zu den Geschlechtswegen. Diese Auffassung wird unterstützt durch die ganz gleichen Scheibenbilder, die man erhält, wenn man die Muskelpapille eines Penis, z. B. von atlantischen Vitrinen, oder den gleichen Muskelzylinder am distalen Ende des Epiphallus eines Prophysaon in grobe Querschnitte zerlegt. Ich stehe nicht an, den wunderlichen Apparat als ein in eine Anzahl von Scheiben zerlegtes Samenfilter anzusprechen, wobei wir allerdings bis jetzt keine Ahnung haben, wozu solche Filtration dienen mag, zur Ausrichtung, zur Pressung der Spermaköpfe, um ihre verschiedenen Chromosomen besser zu vereinigen oder dergleichen. Diese Unklarheit ist indes genau dieselbe, wie oben bei dem kompakten Penis oder dem Muskelzylinder jenes Epiphallus. Die genaue Aufklärung des Zusammenhanges der Scheiben untereinander und mit den Genitalwegen muß wiederum der Zukunft überlassen bleiben, woraus keineswegs folgt, daß man den merkwürdigen Apparat nicht vorläufig beschreiben sollte.

Das Atrium genitale endlich ist innen mit enormen, dicken Faltenbildungen ausgestattet. Von der vorderen sah ein Endchen heraus aus dem Genitalporus, vielleicht als Reizkörper. Ihre der hinteren Falte zugewandte Fläche ist kompliziert gekräuselt und eingefaltet, die andre äußere trägt eine tiefe Spiralfurche und hat außerdem wieder ein verwickeltes Relief von Quer- und Längsfältelung.

Die Mantelorgane.

Leider ist bei der Umformung gerade dieser Teile an der zarten Schnecke vieles unklar geblieben. Es war nur möglich festzustellen, daß Niere und Lunge, diese ohne vorspringende Gefäße, durch den in den Intestinalsack eingedrückten Schalenschirm auf das wesent-

lichste in ihrer Lage beeinflußt sind, so zwar, daß die Organe teils unter dem Schirm, teils zurückgeschlagen, mit der oberen Fläche nach unten, über ihm liegen, also geradezu eingedrückt und eingeknickt sind. Es schien, als ob der Ureter innen Querfalten trüge und als wenn die Lunge sich mit je einem schmalen Flügel zu beiden Seiten der Niere erstreckte. Das Pericard war deutlich, die Aorta, blendend weiß, zog nach vorn, ohne sich an das Diaphragma zu heften. Es handelt sich wohl um die gleichen Einlagerungen, die an den Ästen der Visceralarterie beschrieben wurden, und ebensowohl um die gleichen, wie sie in den Hautrunzeln zur Ablagerung gekommen sind, also vermutlich um Harnsäure.

Ich habe die Überzeugung, daß man über die Mantelorgane nur an neuem sorgfältig konservierten Material mit der Schnittmethode Aufschluß erhalten wird. Vorläufig kann die zusammengedrückte Lungenhöhle mit engem Lumen als erwiesen gelten.

Die neue Familie der Ostracolethidae.

Bereits in der vorläufigen Mitteilung habe ich die Schnecke zu dem Typus einer neuen Familie erhoben. Es ist vorderhand unmöglich, die Familie zu präzisieren. Erst ein reicherer Inhalt kann die Bedeutung der einzelnen Organe für die Umgrenzung ins rechte Licht setzen; denn es ist unwahrscheinlich, daß alle auffallenden Merkmale zusammen in gleicher Weise bei den Verwandten auftreten. Augenblicklich treten drei Organe als besonders auffällig hervor, von denen jedes allein merkwürdig genug sein dürfte, um eine tiefgreifende Abgrenzung zu rechtfertigen, nämlich:

a) Die Schale, mit dem steil zur Oberfläche in den Intestinalsack eingedrückten Kalkschirm, mit der großen dünnen Conchinhaut und dem aus einer Mantelspalte herausschauenden Zipfel.

b) Der weiche Kiefer und die Radula mit ihrer beiderseits aufgewundenen Papille und der ungemein großen Zahl gleichmäßig zweispitziger Zähne, dazu die kreisrunde Mundscheibe.

c) Das in eine Anzahl von Muskelscheiben zerlegte Samenfilter.

Als Besonderheiten kann man ferner betrachten die zu einer Drüse erweiterte Vesicula seminalis sowie die Eigenart des Spermoviducts, nach normalem proximalen Anfang plötzlich stark aufzuschwellen. Die Versorgung des Lippenfühlers mit einem Zweige des Tentakelretractors dürfte ebenso ohne Pendant sein. Wichtiger scheinen mir die mancherlei Folgerungen für das Verständnis andrer, bisher völlig isolierter Gruppen.

Beziehungen zu den Janelliden.

Einen kurzen Hinweis gab ich schon an andrer Stelle (39).

Plate hat auf Grund seiner Studien die Janelliden als Tracheopulmonaten allen übrigen Stylommatophoren als Vasopulmonaten gegenübergestellt (23). Ganz abgesehen von der Tatsache, daß die Janelliden oder Athoracophoriden wahrscheinlich einen jüngeren Zweig darstellen als die Soleoliferen oder Vaginuliden (*Vaginula* und *Atopos* im weiteren Sinne), daß also die scharfe Abtrennung der Tracheopulmonaten dem natürlichen Zusammenhang, welcher die Soleoliferen bei den Vasopulmonaten beläßt, kaum entsprechen dürfte, — so fehlt vor allen Dingen bis jetzt jede Möglichkeit einer näheren Anknüpfung. Wenn sie sich irgendwo begründen läßt, dann, wie mir scheint, bei *Ostracolethe.* Das Merkwürdigste an den Janelliden ist wohl die Schale und demnächst die Beschaffenheit der Lunge. Die Schale bildet bald ein längliches festes Stück, das ganz eng von der Haut umschlossen wird, bald mehrere, die wieder aus einzelnen aufs dichteste aneinandergefügten Partikeln bestehen. Man wird kaum fehlgehen, wenn man die erste Stufe als die ursprünglichste nimmt. Da liegt es aber nahe genug, dieses Schalenstück nach Stellung und Form mit der Kalkplatte von *Ostracolethe* zu vergleichen mit folgender Ableitung.

Ostracolethe ist, nach dem relativ hoch am Intestinalsack gelegenen Ursprung des Spindelmuskels, von irgend einer höhergewundenen Gehäuseschnecke abzuleiten. Ich habe bereits aus dem verschiedenen Verhältnis der Kalkplatte zu ihrem Schalenconchinrest bei der *Parmarion*-Gruppe früher die Folgerung gezogen, daß die Vorfahren verschiedene Gehäuseschnecken gewesen sein müssen, teils mit gekielter, teils mit kugeliger Schale. Wir haben darunter noch Formen, welche nur Teile der Spira resorbierten (32). Andre haben die gesamten unteren und inneren Schalenpartien zum Schwunde gebracht, so daß nur von dem letzten Umgang das Stück geblieben ist, welches die Mantelorgane deckt und schützt. Bei *Ostracolethe* sind nun zweifellos alle inneren Partien der Schale vollständig geschwunden, und die Organe haben sich so ineinander geschoben, daß an ihnen der Grad der früheren Aufwindung nicht mehr zu erkennen ist. Unter dem andauernden Einfluß gleichmäßiger tropischer Feuchtigkeit (— die Schnecke lebt an Bergabhängen mit den höchsten Niederschlägen, an denen beispielsweise im malaiischen Archipel auch die hygrophilen Lebermoose ihre höchste Entfaltung zeigen —) hat der

Mantel die Schale vollständig umwachsen. Unter seinem Einfluß wurde der Kalk, da die Schale jetzt vollkommen ins Innere verlegt ist, resorbiert bis auf den vorderen Rand über den Mantelorganen. Unter dem Muskeldruck des Mantels wurde dieses Randstück in den Eingeweidesack eingedrückt und steil zur Oberfläche gestellt. Von hier bis zu den Verhältnissen der Janelliden sind noch zwei Schritte zu machen. Der eine betrifft die vollständige Resorption der Conchinschale und den Abschluß der Kalkplatte in ihrer engen Tasche, der andre hat die weitere Herabdrängung der Eingeweide aus dem Intestinalsack in den Fuß, die Umwandlung zu den Umrissen einer echten Nacktschnecke, zur Folge. Es ist nicht nötig, die Schritte hypothetisch weiter auszumalen. Denn für beide liegen aus dem gleichen Gebiete die Parallelen vor, für die Resorption die erwähnte *Parmarion*-Gruppe, für die Umwandlung zur Nacktschnecke etwa die Kette: *Parmarion-Girasia-Urocyclus.*

Hat man aber diese Metamorphose als wahrscheinlich oder möglich zugegeben, dann stellen sich sogleich weitere Argumente ein. Die Radulascheide der Janelliden ist ebenso auffallend aufgewunden, oder »evolut«, im Gegensatz zu der gewöhnlichen rinnenförmigen, wie die von *Ostracolethe*, und die Radula ist ähnlich mit sehr vielen, wenn auch nicht mehr ganz so zahlreichen gleichmäßigen Zähnen besetzt. Der einzelne Zahn hat freilich mehr Dentikel und mag aus einer Verschmelzung von mehreren entstanden sein, wiewohl darüber nähere Vermutungen anzustellen verfrüht sein dürfte.

Ebenso liefern die Genitalien weitere Beweise. Die Janelliden haben oben an der Eiweißdrüse eine rundliche Drüse, die sich kaum in eine bessere morphologische Verbindung bringen läßt, als mit der entsprechenden, nur etwas kleineren Drüse von *Ostracolethe*, die wieder aus einer gewöhnlichen Vesicula seminalis hervorgegangen zu sein scheint. Bei den Janelliden trennen sich Ei- und Samenleiter sehr bald, *Ostracolethe* zeigt dazu wenigstens größere Neigung als das Gros der Stylommatophoren. Der mittlere Teil des Eileiters bildet bei den Janelliden eine große Schleimdrüse, wie sie PLATE nennt, bei *Ostracolethe* schwillt derselbe Abschnitt mächtig auf gegenüber dem engeren proximalen. Als Besonderheit bleibt für *Ostracolethe* hauptsächlich das Scheibenorgan oder Samenfilter, wie denn das bisher ohne alle Parallele dasteht und zunächst aus jeder Erörterung der Phylogenie auszuscheiden hat.

So haben wir noch als wesentlichsten Unterschied die Tracheopulmonie. Auch sie dürfte sich leicht erklären. Man muß im

Auge behalten, daß die Lungenvenen und ihre Verzweigungen in der Lungenwand bei den Schnecken keine echten Gefäße sind, sondern wandlose Sinus oder Gewebslücken. Nun haben wir gesehen, daß die Kalkplatte von *Ostracolethe* gerade in die Mantelorgane eingedrückt wird. Dadurch wird der Atemraum eingeengt, und es kann nur spärliche Luft eintreten. Um sie nach Möglichkeit auszunutzen, wird sich das Blut in den Sinus herandrängen und deren Wände vorschieben ins Lumen der Lunge hinein, sie werden Lamellen, Fächer und durch Verschmelzung Röhren bilden; man braucht nicht einmal Verschmelzung anzunehmen, sondern bloß den gewöhnlichen Lungengefäßbaum der Pulmonaten mit seinen ineinander greifenden Zweigen sich in solcher Weise umbilden zu lassen, und man hat die Tracheenlunge. Ich muß natürlich vorläufig auf eine genaue Analyse verzichten, bis reicheres Material die genügende Aufklärung von *Ostracolethe* erlaubt. Die Grundzüge der Beziehungen zwischen ihr und den Janelliden dürften indes schon jetzt feststehen.

Beziehungen zwischen Ostracolethe und den Hedyliden.

Auch hierfür wurde bereits von mir vorläufig berichtet (39).

Die Hedyliden (4) sind eine Gruppe von nudibranchen Hinterkiemern, welche bisher morphologisch und biologisch völlig vereinzelt steht. Die einzige Möglichkeit, ihren Ursprung zu verstehen, liegt wohl bei *Ostracolethe*, soweit mein Urteil reicht.

Die Sonderheiten der Familie beruhen auf ihrer Morphologie und ihrem Vorkommen. Die Hedyliden bilden die einzigen Nudibranchien, die den Eingeweidesack nach Art einer Gehäuseschnecke auf dem Rücken tragen und zudem die einzigen Hinterkiemer überhaupt, welche im Süßwasser oder doch mindestens im Brackwasser leben, das mit dem Meere in direkter Verbindung steht[1]. Dabei haben sie keine Spur von Schale, und ebensowenig Kiemen, worin sie allerdings mit einer Reihe von andern Nudibranchien übereinstimmen. Die Atmung erfolgt lediglich durch die Haut, man könnte höchstens eine gekräuselte Falte, die zum mindesten bei einer Form symmetrisch rechts und links am Intestinalsack hinaufzieht, als beginnende Kiemenbildung bezeichnen, d. h. als ein Mittel, die respirierende Hautfläche zu vergrößern. Noch ist die Systematik innerhalb der Familie nicht genügend geklärt, da Strubell in seiner kurzen Mitteilung zwei

[1] Wenn neuerdings noch *Ancylodoris* vom Baikalsee durch Dybowski bekannt geworden ist, so handelt sich's um ein Relikt in früherem Salzwasser, das dann ausgesüßt wurde.

wesentlich verschiedene Formen als Acochlidium bezeichnet hat, von denen nur die eine mit Berghs *Hedyle* generisch zusammengehört. Diese größeren Formen sind bisher nur im Unterlauf der Flüsse vom Malaiischen Archipel nachgewiesen. Dazu kommen jene Zwergformen, die Kowalevsky im Schwarzen Meere, das ja in der Hauptsache als brackisch bezeichnet werden muß, zu unsrer Überraschung entdeckte, von wo sie allerdings an der kleinasiatischen Küste — bei Mytilene — weiterzugehen scheinen (14).

Morphologisch wird man die Tiere nur mit *Ostracolethe* zusammenstellen können, trotzdem die Radula sich auf drei Zähne in jeder Querreihe beschränkt. Die Radula macht jedoch insofern keine Schwierigkeiten, als jede ihrer drei Platten sich aus einer Reihe gleichmäßiger Zähne verschmolzen erweist, nach Berghs Figuren. Der Verlust des Kiefers erklärt sich leicht, da er schon bei *Ostracolethe* zur Rückbildung neigt. Die Umwandlung des Darmkanals zum cladohepatischen Typus erfolgt beinahe selbstverständlich. Nachdem die Schale weg und der Bruchsack symmetrisch geworden ist, lagern sich auch die beiden Lebern symmetrisch. Daß die Nahrung bei den Pulmonaten in die Leber aufgenommen und daselbst resorbiert wird, kann wohl seit Biedermanns Arbeit als ausgemacht gelten. Bei der symmetrischen Lage wird das Eindringen wesentlich erleichtert, der Chymus geht bis in die einzelnen Leberläppchen, kurz es kommt das von Bergh gegebene Bild zustande, in welchem die beiden Lebergänge parallel ziehen und die Leberläppchen auf der Außenseite tragen.

Somit ist die ganze Konstruktion leicht genug. Man hat sich vorzustellen, daß eine Gehäuseschnecke den Mantel vollständig über die Schale hinwegwuchern ließ und daß die Schale, vielleicht mit infolge immer stärkerer Anpassung an die Feuchtigkeit, die schließlich zur Einwanderung ins Süßwasser führte, vollständig resorbiert wurde. Noch ist der Mantel, der Überzug des Intestinalsackes, in hohem Grade muskulös und bedingt eine starke Beweglichkeit dieses Körperteiles, worauf mich Kowalevsky vor seinem Hinscheiden brieflich besonders aufmerksam machte. Daß die Lunge bei immer fortschreitender Hautatmung schließlich ganz rückgebildet wurde, bedeutet nur den letzten Schritt in der Richtung, die *Ostracolethe* schon eingeschlagen hat.

Das scheint mir die einzig mögliche Ableitung der Hedyliden zu sein; sie wird auf das Nachdrücklichste unterstützt durch die geographischen Beziehungen. Doch auf diese komme ich unten zurück.

Die Herkunft der Aeolidier.

Auch hierüber gab ich vorläufige Bemerkungen (39).

Mehr als einmal ist in der Literatur, auch von mir, der tastende Versuch gemacht worden, einzelne Formen nackter Stylommatophoren von Hinterkiemern abzuleiten, meist auf einzelne Ähnlichkeiten hin. Die Versuche sind sämtlich wieder aufgegeben worden, und sie mußten es, weil sie die Sache am verkehrten Ende anfaßten. Und selbst in dem Falle, daß eine einzelne solche Beziehung aufgedeckt wäre, würde für das Ganze nur wenig gewonnen sein; denn kein Mensch hat bisher vermocht, eine begründete Hypothese über den Ursprung der Nudibranchien aufzustellen, da die auf *Trochus* und *Actaeon* gestützten Ableitungen sich immer auf die Tectibranchien beschränkten. Auch die Nacktkiemer finden jetzt, so weit es wenigstens die eine Hälfte, die Cladohepatiker, betrifft, zum Teil ihre Erklärung.

Manche Janelliden sind bereits in ihrer Hautstruktur den Aeolidiern bis zu gewissem Grade ähnlich geworden. Auf der Medianlinie hat sich eine Mittelrinne gebildet, von der rechts und links Rinnen nach unten und hinten zum Sohlenrande hinunterziehen. Zwischen diesen Schräglinien tragen einige Formen Reihen von Papillen, in ebensolchen Linien. Eine derartige Figur gleicht genau einer *Aeolis*, der man die Rückenpapillen oder Notoceraten abgetrennt hat, wie sie Bergh mehrfach abbildet und zur Zählung und Lagebestimmung der Papillen benutzt. Denkt man sich von *Ostracolethe* aus den Weg, der zu *Hedyle* führte, mit demselben Weg verknüpft, der die Janelliden hervorgehen ließ, mit der Herabdrückung des Intestinalsackes nämlich in den Fuß, dann sind die Momente für die Grundlagen der Aeolidier gegeben. Die einzelnen Leberacini verbinden sich mit je einer Warze und brechen unter Umständen hindurch, unter Bildung der Nesselsäcke. Es scheint selbst, daß eine solche Form noch vorhanden ist in dem von Kowalevsky (14) jüngst beschriebenen *Pseudovermis paradoxus* Periaslavzeff. Hier sind noch keine Rückenpapillen vorhanden, sondern nur die in einer doppelten Linie vom Darm nach außen führenden Nesselsäcke. Bei *Pseudovermis papillifera* Kow. sind daraus bereits verlängerte Rückenpapillen geworden, und bei den echten Aeolidiern tritt eine Vermehrung ein, so daß aus einer Rückenpapille je eine Querreihe geworden ist. Auch die Genitalien der Aeolidier stimmen am meisten mit denen der Janelliden überein. Ich unterlasse den Vergleich im einzelnen, wie es mir vorläufig auch unmöglich ist, die Verzweigung der Cladohepatiker im einzelnen zu verfolgen.

Mutmaßlicher Ursprung der Holohepatiker.

Für die andre Gruppe der Nudibranchien, für welche die Doriden als typisch gelten können, fehlte bisher jede Spur der Ableitung so gut als wie für die Cladohepatiker. Die Geschlechtsöffnung liegt rechts vorn, der After aber hinten in der Mittellinie. Es gibt keine Hinterkiemer weiter, die ähnliche Topographie aufwiesen. Wiederum scheint mir die Anknüpfung nur bei nackten Pulmonaten möglich, und da zeigt sich allerdings eine Form mit der gleichen Lage der Leibesöffnung, es ist die südafrikanische *Apera* (s. *Chlamydophorus*), die man als Raubschnecke meist sehr oberflächlich zu den Testacelliden gestellt hat. Leider war mir es bisher nicht vergönnt, die Form zu untersuchen, und die anatomischen Angaben von Collinge (9) sind zu spärlich, als daß sie weiter zu Aufschlüssen benutzt werden könnten. Nur auf eins möchte ich hinweisen, was zur Erklärung der merkwürdigen Kalkspicula in der Haut dienen kann. Eine reiche, halb krystalline, der Haut aufgelagerte Kalkabscheidung habe ich bereits bei einem Stylommatophoren nachweisen können, in den Dermocalciten von *Parmacochlea* (33). Die Form stammt vom Nordzipfel Australiens, der genug Beziehungen zur Malaiischen Inselwelt zeigt. In ihren Umrissen hat sie Ähnlichkeit mit *Parmarion* und *Ostracolethe*, etwa als Zwischenform zwischen beiden. Dieselbe Reihe also, die in Indochina zur Nacktschneckenbildung führte, hat auch schon die freie Kalkbildung des Integumentes erworben (oder von Vorfahren ererbt und beibehalten). Leider lassen sich zunächst nur diese Fingerzeige auftreiben; immerhin eröffnen sie Aussicht auf gangbare Bahnen, gegenüber einem absoluten Chaos.

Man hätte also als Ausgangsform für die Doriden oder Holohepatiker Pulmonaten, bzw. Stylommatophoren zu nehmen, deren Leibesöffnungen mit denen von *Apera* übereinstimmten und deren Integument die Kalkabscheidung auch außerhalb der Schale von frühen Vorfahren beibehielten.

Riechfühler und Kriechsohle.

Bei allen diesen Formen ist darauf hinzuweisen, daß besondere Riechfühler, Rhinophorien Bergh, ausgebildet zu sein pflegen, welche, zumeist mit einer Blätterstruktur versehen, in besondere Scheiden zurückziehbar sind. Es liegt nahe, anzunehmen, daß die Scheide noch auf die Beschaffenheit der retraktilen Landschneckenfühler zurückgeht, unter gleichzeitiger Steigerung des Endknopfes

mit seinem Ganglion. Die Steigerung besteht in der größeren Flächenentwicklung, wie sie sich ebenso in den Rückenpapillen, am stärksten etwa in der Verzweigung von *Dendronotus* ausspricht und wie sie nach einem allgemeinen Gesetz dem Einfluß des Wassers, speziell des Meeres, bei fast allen seinen Bewohnern zugeschrieben werden muß (Quallen, wie die Cyaneen, mögen etwa ein Maximum bedeuten). Kein Wunder, daß die Riechfühler einen Rest von der auf dem Lande erworbenen Retraktilität im Wasser bewahrt haben, da die freiere Ausbildung der sensoriellen Endfläche für diese auch im Wasser besonderen Schutz heischte. Verlust einer eigentlichen Einstülpbarkeit der Tentakel findet sich bereits auf dem Lande, bei Janelliden und Vaginuliden.

Eine zweite biologische Eigentümlichkeit scheinen speziell die Aeolidier vom Lande her beibehalten zu haben, die geordneten lokomotorischen Wellen der Sohle. Das Bild, das nach Moebius (17) von einer kriechenden *Aeolis alba* in die Handbücher, Fischer z. B. (10), übergegangen ist, zeigt noch beinahe dieselbe Schärfe der Querwellen wie die Stylommatophoren. Es unterliegt aber keinem Zweifel, daß wir darin ein hervorragendes Charakteristikum der Landpulmonaten haben, denn bei diesen fehlt die Einrichtung nirgends und erreicht in den Vaginuliden oder Soleoliferen ihren höchsten Grad, während sie im Meere eben nur sporadisch auftritt und den Basommatophoren des Süßwassers vollständig fehlt. Die Erhaltung bei den Aeolidiern hängt wahrscheinlich einmal mit der relativ jungen Vererbung und sodann mit ihrer hohen Beweglichkeit zusammen, mit der sie sich in der Tang- und Florideenzone umhertreiben, gegenüber den Doriden, die mehr träge Bodenformen zu sein scheinen. Nur mit solcher halben Seßhaftigkeit ließ sich wohl die Durchsetzung des Notaeums mit den Spiculis vereinen, wie nebenbei bemerkt werden mag.

Die Oncidiiden. Samenrinne, Trochophora und Urniere.

Bergh möchte die Oncidien mehr den Hinterkiemern angliedern; Plate, der ihre Verwandtschaft am ausführlichsten besprochen hat (24), faßt sie als einen alten Seitenzweig aus der den Tectibranchien und Pulmonaten gemeinsamen Wurzel; er soll ungefähr an derselben Stelle abgehen, an der später die Vaginuliden, unter Übergang aufs Land, entsprossen sind. Die Vaginuliden sollen teilweise selbst ursprünglichere Züge bewahrt haben. »Hierhin rechne ich,« sagt er (S. 226), »daß der After sich noch in die Lunge öffnet, daß ein Kiefer vorhanden ist, daß der letzte Abschnitt des Enddarmes mehr oder weniger

weit der Wand der Atemkammer eingelagert ist, obwohl alle Übergänge bis zu fast völliger Loslösung des Darmes beobachtet werden, daß die Aorta sich gleich an der Wurzel in die beiden Hauptgefäße teilt, daß der Zwittergang sich an seinem unteren Ende, wie bei Oncidien und den Basommatophoren, in Oviduct und Vas deferens spaltet, und daß endlich der Geschlechtsapparat triaul ist, da das Receptaculum seminis einen Ausführgang zur Vagina und einen zum Vas deferens abgibt. Es sind das alles Charaktere, welche wir für die Stammform der Pulmonaten in Anspruch nehmen müssen, da sie auch manchen Basommatophoren und Stylommatophoren zukommen.«

Ich selbst habe, was PLATE unbegreiflich erscheint, den entgegengesetzten Standpunkt eingenommen. Ich denke an Gehäuseschnecken als Vorfahren, wie es doch wohl notwendig erscheint, wobei ich es dahingestellt sein lasse, wieweit die Schale der Vorfahren in bezug auf Kalkgehalt und Aufwindung entwickelt war; nach den Angaben, welche SARASINS (27) über die Entwicklung von Vaginula machen, dürfte sie in beiden Richtungen nicht eben weit vorgeschritten sein. Wie bei gewöhnlichen Pulmonaten, liegen bei *Atopos* noch Pneumostom und After zusammen, daneben die weibliche Geschlechtsöffnung; nur die männliche ist etwas nach vorn gerückt neben den rechten Ommatophoren. Das Vas deferens hat noch keinen Verbindungsgang zum Receptaculum, der triaule Typus, der durchaus nicht das ursprüngliche Stadium zu sein braucht, ist noch nicht erreicht. Die Verkürzung des Darmes ist eine Folge der räuberischen Lebensweise, ebenso der Verlust der einen Leber, während die bleibende den ganzen Chymus in sich aufnimmt und verwertet. Die Radula ist die der Raublungenschnecken. Die Vaginuliden sind einen Schritt weiter gegangen und haben das Pneumostom und den After als gemeinsame Kloakenöffnung ans Ende verlegt. Die Oncidien endlich schieben auch die weibliche Öffnung ans Ende. Ihre Rückwanderung in die Gezeitenzone läßt die Soleolae, die schärfste Gliederung der Sohle auf dem Lande, wieder zurücktreten. Dabei ist allerdings die Reihe keineswegs so einfach in direkter Linie gegangen, die Lunge ist noch mehr von der Niere getrennt geblieben. Aber die Entwicklungsrichtung läßt sich meiner Meinung nur in solchem Sinne verstehen. Auch die Penisdrüse der Oncidien läßt sich nur auf die der Vaginuliden zurückführen, wenn sie auch nur einen Schlauch hat statt vieler, so gut wie die Pfeildrüse der Stylommatophoren bei manchen Formen im eigentlichen Drüsenabschnitt sich vervielfacht. Der Magen der Vaginuliden ist der einfache,

dickwandige, ziemlich muskulöse Magenstiefel vieler Stylommatophoren. Wenn er bei den Oncidien viel stärker muskulös geworden ist, nach Art der meisten Basommatophoren und Tectibranchien, so kann darin wohl nur eine Konvergenz gefunden werden, die wahrscheinlich auf Schlammfresserei beruht. Denn die Verhältnisse dieses Darmabschnittes wechseln sehr mit der Lebensweise; so haben alle die Raublungenschnecken, welche ihre Beute ganz verschlingen, einen besonders derben und erweiterungsfähigen Magen, während er bei dem saugenden *Atopos* gar nicht zur Ausbildung kommt. Wer durchaus den dicken Muskelmagen der Tectibranchien, oft noch mit hornigen Chitin- oder Conchinplatten, zum Ausgangspunkte nehmen will, müßte erst noch sein Auftreten phylogenetisch erklären, da nach üblichem Schema die Tectibranchien von *Trochus*-artigen Vorderkiemern abgeleitet zu werden pflegen, die den Muskelmagen nicht haben.

So bleibt denn im wesentlichen noch ein Merkmal, das die Oncidien mit den Tectibranchien zu verknüpfen scheint, die Flimmerrinne zwischen der weiblichen Öffnung und dem Vorderende, wo sie allerdings nicht in den Penis oder an ihm hinauf zu laufen scheint. Das Wunderliche ist aber, daß unter der Rinne bei den Oncidien in der Haut noch ein geschlossenes Vas deferens verläuft. Plate hilft sich mit dem Gedanken, daß sich der Kanal vom Grunde der Rinne abgespalten hat, und daß doch noch die Rinne geblieben ist zu gelegentlicher Selbstbefruchtung. Dann müßte der Penis sich zurückbiegen und sein Sperma in die Rinne ergießen. Man kann genau so gut annehmen, daß der Penis sich mit dem durch die Rinne zugeführten Sperma fülle, wofür unter den Gastropoden *Clione borealis* ein Analogon bilden würde nach N. Wagner (44). Zu dem Zwecke müßte eine Verbindung zwischen der Rinne und dem Vas deferens an der weiblichen Öffnung bestehen. In der Tat lauten die Angaben so, daß man wohl eine derartige Deutung suchen möchte. Während Semper und Ihering einen Nebenkanal finden wollten, leugnet ihn Plate entschieden, vermutlich wohl deshalb, weil er ihn in andrer Richtung suchte, nämlich nach dem Receptaculum hin. Wenn meine Interpretation richtig ist, dann ist das Verständnis nicht allzu schwer. Auf dem Lande war ursprünglich ein Kanal für das Sperma vorhanden; im Wasser wird er überflüssig, und es tritt eine äußere Leitung in derselben Richtung an seine Stelle. Bei den Oncidien bleiben beide Leitungen bestehen, genau entsprechend ihrem amphibiotischen Verhalten, die innere für Copula auf dem Lande, die äußere im Wasser.

Dafür, daß eine Rinne aus einem Vas deferens entstehen kann (nicht aber umgekehrt), konnte ich kürzlich einen eigentümlichen Beleg bringen, von *Oopelta* nämlich (41). Diese Arionide läßt sich auf solche Familiengenossen zurückführen wie etwa *Prophysaon*. Hier hat der enge Epiphallus vor dem Eintritt in das Atrium einen starken Muskelbelag, so daß ein besonderes spindelförmiges Organ gebildet wird; die männlichen Endteile bilden kein ausstülpbares Begattungswerkzeug. Bei *Oopelta* dagegen liegt der Muskelzylinder als Papille für sich, ein Stück weiter oben ist der Samenleiter mit neuer Öffnung durchgebrochen, so daß ein Penis zustande kommt. Der distale Abschnitt dagegen ist als Rinne erhalten, die in keiner Weise mehr zu fungieren scheint.

Der triaule Typus scheint mir so wenig als ursprüngliche Grundlage gerechtfertigt, als etwa eine bei Trematoden zur Selbstbefruchtung entstandene nachträgliche Verbindung für ein Erbteil von den Turbellarien her genommen werden muß.

Die Oncidien bringen noch eine andre Frage in Fluß, die nach der *Trochophora*-Larve. Die *Trochophora* soll die schwimmende Urform für eine Reihe niederer Typen sein. Doch hat noch niemand den Beweis versucht, wie aus derselben Wurzel in demselben freien Meere bald der gekrümmte Hinterkörper der Schnecken, bald der bilaterale gegliederte der Anneliden entstehen soll und dergleichen mehr. Bei den Oncidiiden ist es äußerst unwahrscheinlich, daß alle Formen solche Trochophoren haben wie die *Oncidiella celtica* von Europas Westküste; *Oncis montana* wird schwerlich imstande sein, zur Fortpflanzung von hohem Bergeshange ins Meer zu wandern. Doch auch davon abgesehen, die Trochophora der Schnecken mit ihrer gekrümmten Schale findet eine viel einfachere Erklärung. Das Stirnsegel mit seinem Wimperkranz entspricht vermutlich der Nackenblase der Embryonen von terrestrischen Formen, die selbst vielen Vorderkiemern nicht fehlt, obgleich sie keine Podocyste haben, durch deren Druck sie am Gegenpol entstanden sein könnte (vgl. die Zusammenstellung bei Meisenheimer, 16). Bei der erschwerten Bewegung auf dem Lande, welche das Fortschaffen der gesamten Körperlast erfordert, kann nur der bilaterale Bau aufkommen; dem Vorderende wird die stärkste Bildung der Sinne und der Bewegungsfähigkeit notwendigerweise übertragen, anfangs, bei Turbellarien oft genug noch, ohne daß der Mund in diese Region mit einbezogen wäre. So ist es dieser Stirnteil, der, von Anfang an am beweglichsten, auch die Zirkulation der Leibesflüssigkeit beim Embryo übernimmt — die Podocyste tritt

nur bei den Stylommatophoren sekundär dazu. Derselbe bewegliche Körperteil aber übernimmt beim Freiwerden der jungen Larve im Meere die Ortsbewegung, so zwar, daß sich die Energie nicht in Muskelkontraktion, sondern im Geißelschlag äußert, unter gleichzeitiger Erweiterung des Areals zur Glocke, die nichts anderes darstellt als die Anpassung an die Schwebeform, sei es, daß mehr seitliche Ausladungen die Flächenvergrößerung bewirken, sei es, daß mehr die Glockenform der Medusen erreicht wird.

Unter diesen Gesichtspunkt fällt mancherlei, der Räderapparat der Rotatorien, die Eichel der Balanoglossen und das Stirnschild von *Chaetoderma*, der Rüssel des *Bonellia*-Weibchens usw.

Man wird leicht geneigt sein, die Urniere der Trochophora als Einwand zu benutzen und ihre gemeinsame Vererbung von einer Urform zu behaupten. Doch scheint mir auch hier eine andre Auffassung am Platze. Harn- bzw. Stickstoffabsonderung ist eine physiologische Forderung, die mit lebhafter Bewegung Hand in Hand geht. Die Pflanzen haben keine Nieren. Nun ist bei dem Stylommatophorenembryo so gut wie bei der Trochophora die Nackengegend der aktive Körperteil, aus dem unausgesetzt stickstoffhaltige Abfallprodukte nach außen zu schaffen sind. Folglich bildet sich in dieser Gegend, der bilateralen Anlage entsprechend rechts und links eine Stelle, die einen lebhaften Strom nach außen führt. Das einfachste Mittel ist je eine Geißelzelle, deren Geißel in einer zentralen Vertiefung liegt. Durch diese geringe Formabweichung wird ein Doppeltes erreicht; eine freie Geißel an der Oberfläche würde Lokomotion des Tieres bewirken, eine eingesenkte bloß einen Strudel; gleichzeitig aber wird der Boden dieser Zelle so dünn, daß gerade hier ein osmotischer Strom von innen herbeigezogen wird; die Geißelbewegung wirkt gewissermaßen saugend auf das Innere. Die nächste Stufe wäre zur Verstärkung die Heranziehung einer zweiten ebensolchen Zelle; die erste rückt weiter ins Innere, die andre liegt distal von ihr, so daß sie zusammen eine kurze Säule bilden. Die Anordnung bringt es, wie mir scheint, ohne weiteres mit sich, daß der dünne Boden der distalen Zelle durchbohrt wird. Wir haben also die bekannte intracelluläre Lage des Ausführgangs der Urniere. Soviel ich weiß, hat man als einfachste derartige Urnieren bisher solche zweizellige gefunden, wie ich sie eben ableitete. Ob es die einfachste Form, die aus einer Zelle mit Wimperflamme besteht, gibt, muß freilich dahingestellt bleiben. Doch ist wahrscheinlich, daß eine derartige erste Anlage bisher sich der Beobachtung entzog, weil sie naturgemäß

leicht mit gewöhnlichem Geißelepithel verwechselt werden wird. Eine einzelne Zelle als Urniere wurde beobachtet, aber nur deshalb, weil sie mit Harnkonkrementen beladen wurde (16).

Ich kann also nach diesen Darlegungen weder die Trochophora oder den Veliger der Gastropoden mit der gekrümmten Schale als Beweis der Abstammung der Schnecken von einer gemeinsamen Trochophoride ansehen, noch die Oncidien deshalb, weil einzelne diese Larvenform erworben haben, von maritimen Vorfahren ableiten. Die Gastropodentrochophora erscheint vielmehr als nachträgliche Anpassung an die See, ausgehend von der Pulmonatenlarve mit ihrer Nackenblase. Die Larve mußte die Urnieren erwerben auf Grund physiologischer Forderung.

Über die Porostomen.

Bergh hat als *Porostomata* zwei Familien von Nudibranchien zusammengefaßt, die Doriopsiden und Phyllidiiden (5). Fischer reißt sie in seinem Manuel wieder auseinander und verweist sie an verschiedene Stellen des Systems (10). Dadurch allein wird die ganze Unsicherheit der Gruppe genügend gekennzeichnet; sie erscheint noch schärfer angesichts der Tatsache, daß auch Fischer nur ganz oberflächliche Ähnlichkeiten für die Einordnung verwerten kann.

Das Eigenartige ist, daß die Tiere die Radula eingebüßt und einen Saugmund erworben haben. Eine Art von Kopf mit zwei Tentakeln paßt bei den Phyllidiiden (*Phyllidia* und *Fryeria*) in einen Ausschnitt vorn unter dem Notaeum. Seitlich liegen unter ihm jederseits zahlreiche Kiemenfalten. Lebhafte Farben zeichnen die Schnecken aus.

Mir scheint, daß möglicherweise auch diese Formen auf Stylommatophoren zurückgehen, auf die Atopiden oder, wie sie Sarasins nennen, die Rathouisiiden (27). Auch von diesen wissen wir, daß sie ihre Beute aussaugen. Da mag denn die Radula leicht verloren gehen. Das Verhältnis von Kopf und Tentakeln zum Notaeum ist das gleiche. Für die Verlagerung des Afters nach hinten käme dieselbe Entwicklungsrichtung in Frage, wie bei *Vaginula*. Die Kiemenblätter wären Neuerwerbungen am Hyponotum. Die Rathouisiiden gehören zu den buntesten Lungenschnecken, wie die Phyllidiiden unter den Nudibranchien sich durch schreiende Farben besonders hervortun.

Die Ähnlichkeiten weiter zu verfolgen, ist bis zu genauerer Kenntnis nicht angezeigt. Mir lag nur an dem Hinweis, daß wir mit der Annahme einer polyphyletischen Entstehung der Nudibranchien von

Stylommatophoren aus mehr Aussicht für ein natürliches Verständnis gewinnen, als wenn wir den Begriff der Opisthobranchien festhalten und hineinzwängen, was schwerlich zusammenpaßt. Schon zeigen sich an verschiedenen und wichtigen Stellen Übergänge, die erst völlig klar liegen werden, wenn die veränderten Ideen das Messer des Zootomen leiten und die Richtung seiner Untersuchungen bestimmen.

Über den Ursprung der Vorderkiemer. Operculum.

Hier brauche ich nur kurz zu referieren, was ich an andrer Stelle ausgeführt habe (40).

Nach Bouvier (6) hat eine *Pleurotomaria* hinter den kurzen, randständigen Kiemen ein echtes Lungengefäßnetz, wo eine andre nach M. Woodward eine Hypobranchialdrüse trägt. Hescheler hilft sich damit, das Lungengefäßnetz ebenfalls als solche zu deuten (12). Das kann aber nicht als naturgemäß gelten. Wie wir auf dem Boden des Genfer Sees Limnaeen haben, welche ihre Lunge mit Wasser füllen, was erst neuerdings wieder von André (2) bezeugt wird, so muß *Pleurotomaria* beurteilt werden. Auch sie hat ihre Lunge auf dem Lande erworben, so gut wie die Patellen ein Atemgefäßnetz an der Decke ihrer Kiemenhöhle tragen.

Der Schluß würde vielleicht anfechtbar sein, wenn nicht andre Tatsachen, vor allen Dingen geographische, zu dem gleichen Ziele hindrängten. Die Pleurotomarien leben in den tieferen Schichten der Litoralzone an identischen Punkten, Westindien und Japan, in annähernd gleicher Entfernung von den Schwingpolen Sumatra und Ecuador. Sie verhalten sich genau wie andre altertümliche Formen, *Limulus*, *Lingula*, die Pedipalpen. Ihre Vorfahren haben einst an den Schwingpolen als Gebieten kontinuierlichen Lebens mit ihren Kiemen auf dem Lande gelebt, nicht anders als die Baumneritinen mit ihrer Kieme in der gleichmäßig feuchtwarmen Luft atmen, so gut wie im Wasser.

Damit stimmt ferner überein, daß die Landprosobranchien bei weitem ihre Maxima an Gattungen und Arten in Westindien und auf den Philippinen erreichen, an identischen Punkten in Schwingpollage.

Ich habe sofort daraus den Schluß gezogen, daß die ältesten Gastropoden als Landtiere Begattungswerkzeuge hatten (zu gunsten meiner alten Theorie, daß die einseitige Anlage der Genitalien, — im Gefolge der breiten Sohle — die Ursache der asymmetrischen Aufwindung bilde). Die Entleerung der Zeugungsstoffe durch die Niere ist eine Folge der Rückwanderung ins Meer, wie bei allen Tieren mit solcher Fortpflanzung.

Damit sind wir vorläufig bis an die Grenze gelangt, über die wir rückwärs nicht rechnen können. Ältere Schneckenversteinerungen kennen wir nicht. Wir wissen also nicht, ob etwa die ersten Kiemen auf dem Lande entstanden oder im Wasser. Denn an und für sich liegt nach dem Gesetz, daß der osmotische Gasdruck im Wasser derselbe ist wie in der Luft, kein Grund vor, daß nicht eine größere Atemfläche auch auf dem Lande durch äußere Anhänge erreicht werden könnte. Die Arealgewinnung durch Einstülpung wird sich erst nötig machen, wenn Ungleichmäßigkeit der Luft nach Temperatur und Trocknis für die zarte Respirationsfläche Schutz verlangt. Da mag es immerhin näher liegen, den Ursprung der Kiemen im Wasser zu suchen. Gleichwohl ist auch das fraglich genug. Wenn die Ableitung der Weichtiere von Turbellarien, die nach meiner Überzeugung die einzig mögliche ist, durch die Erhärtung des Rückens als eines Trockenschutzes außerhalb des Wassers geschah, und wenn sich die Gewinnung besonderer Atemwerkzeuge (nebst Kreislauf) eben als eine Folge der Entziehung des Rückens für die Hautatmung darstellt, dann ist es eigentlich selbstverständlich, daß das erste Respirationsorgan auf dem Lande erworben wurde und zwar als Lungeneinstülpung. Die *Pleurotomaria*-Kiemen würden dann sogar erst das Produkt der Rückwanderung ins Wasser bilden. Doch sind die Gründe vielleicht noch nicht ganz zwingend. Es kommen andre dazu.

Als ein Trockenschutz auf dem Lande stellt sich sofort das Operculum dar. Es geht oft wieder verloren, zumal dann, wenn an seiner Stelle Mündungsfalten die Schalenöffnung verengern und die Verdunstung herabsetzen; so schon unter den Rhipidoglossen bei den Helicinen.

Dasselbe Operculum findet sich nun aber auch bei den Pulmonaten, und zwar unter den Stylommatophoren so gut wie unter den Basommatophoren. Von den Basommatophoren haben es solche Formen konserviert, über die sich die Malakologen streiten, ob sie zu den Tectibranchien zu verweisen seien, die Amphiboliden.

Unter den Stylommatophoren sind zwei Gruppen gedeckelt, die Clausilien (zum großen Teil) und das kleine Relikt von S. Thomé: *Thyrophorella*. Bei beiden ist das Operculum beweglich mit der Schale verbunden, bei *Thyrophorella* nach Art eines einfachen Scharniers, bei den Clausilien in Kombination mit Mündungs-, bzw. Spindelfalten. Daß es auch bei ihnen eine Abscheidung des Fußrückens bedeutet, kann niemand bezweifeln. Mir scheint aber, daß diese

Deckel nach Bau und Lage ursprünglicher sind, als die der meisten Vorderkiemer. Zunächst stoßen sie noch unmittelbar an die Schalenmündung, liegen also an der Grenze des Mantelrandes, so daß man wohl kaum Bedenken zu tragen braucht, auch den Teil des Fußrückens, der sie trägt, noch zum Mantel zu rechnen, als einen auf den Fuß übergetretenen Mantellappen. Das würde aber jedenfalls der ersten Entstehung mehr entsprechen, als die Entfernung von diesem Rande, die freie, von der Schale entfernte Lage mehr nach dem Hinterende des Fußes zu, wie wir sie bei vielen Prosobranchien haben. Auch ist sicherlich das Clausilium einfacher struiert, als der Deckel vieler Vorderkiemer, wobei wieder die sog. Landdeckelschnecken, namentlich in den kleinen Formen Südostasiens, die höchste Komplikation und den größten Formenreichtum aufweisen, wenn man etwa das Operculum von *Neritina* dazu rechnet. Andrerseits braucht diese verwickelte Konstruktion allerdings auch kein Beweis für eine abweichende Linie und weitere Umbildung zu sein, sondern läßt sich aus dem Vergleich mit dem Mantel und der Schale herleiten. Wenn Houzay die verschiedenen Teile des Operculums auf zwei Komponenten zurückgeführt hat, die an der Fußmuskulatur angewachsene Fläche und andre, von einem Deckellappen aus aufgelagerte Partien, so könnte man die letzteren auf das vom Mantelrande erzeugte Periostracum, vielleicht noch mit dem Ostracum beziehen, die Anwachsfläche aber mit der Insertionsfläche des Spindelmuskels parallelisieren. Der Deckel entspricht dann einer Schale, bei welcher das Peristom unmittelbar an die Insertionsfläche stößt. Die übrigen Teile fehlen. Wahrscheinlich ist das die richtige Lösung.

Da bei den Landpulmonaten der Spindelmuskel sich streng auf die Spindel beschränkt, so entsprechen sie in diesem Merkmal am ersten der theoretischen Forderung, welche wir an die ursprüngliche Schöpfung der Gastropoden stellen müssen. Die Schale hat sich gewissermaßen um den Spindelmuskel aufgewunden. Alle abweichenden Insertionen, die bei den Prosobranchien so häufig sind, müssen als sekundär gelten. Zu der ursprünglichen Beziehung paßt vortrefflich die Lage des Clausiliums und des *Thyrophorella*-Deckels.

Bei alledem kann der Deckel doch kaum als ein erster Erwerb, als ein ältestes Erbteil der Gastropoden gelten. Der erste Trockenschutz war die Schale. Erst als diese infolge des Landaufenthaltes aufgewunden war, stellte sich bei abermaligem, wenn auch geringem Klimawechsel als zweiter Schutz das Operculum ein. Sonst wäre kaum seine bestimmte feste Lage auf dem Fußrücken denkbar, es

hätte die Drehung mitmachen müssen and wäre mit um den Körper herumgeführt worden.

Wenn der Deckel bei den Prosobranchien spiralig gewunden wird, im entgegengesetzten Sinne der Schalenspira, dann dürfte das erst eine sekundäre Erscheinung sein, nachdem er sich vom Rande der Schale gelöst hatte und ein wenig auf dem Fußrücken nach hinten verlagert war. Bei den Pulmonaten ist von solcher Aufwindung noch nichts zu sehen. Es liegt doch aber gewiß näher, die Lage und Bildung des Deckels an und vom Mantelrande als Ursprüngliches anzunehmen und nicht erst eine weiter rückwärts gelegene Bildung, die erst nachträglich mit dem Peristom sich verbindet.

Weiter läßt sich in den theoretischen Konsequenzen vorläufig schwerlich kommen. Wohl aber lohnt es zu betonen, daß Vorderkiemer und Lungenschnecken gleichermaßen bis ins Palaeozoicum zurückreichen. Wenn die Pulmonaten allerdings erst im Karbon auftreten, dann entspricht das nur den geringen Aussichten der Landtiere, überhaupt versteinert zu werden und der hohen Wahrscheinlichkeit, mit der die oberflächlichen sie umschließenden Schichten wieder verwittern.

Selbstverständlich bin ich weit entfernt, die Pulmonaten in ihrer jetzigen morphologischen Ausbildung, mit konzentrierten Ganglien und einfacher Niere, für Urformen anzusehen. Wohl aber dürfte anzunehmen sein, daß die gemeinsamen Vorläufer in vieler Hinsicht, namentlich in den Geschlechtswerkzeugen (s. u.), den heutigen Pulmonaten näher standen als den Diotocardien. Niere und Vorkammer muß doppelt gewesen sein, im Nervensystem war zum mindesten die Visceralkommissur noch lang und die Fußganglien hatten die Form von Marksträngen.

Der Schluß mag so lauten: Auf dem Lande, wo der Anstoß zur Bildung gegeben wurde, spitzt sich diese auch bis zur letzten Umbildung weiter zu, nur in dem Gleichmaß des Wassers wurden die rückgewanderten Formen in geringerer Abänderung (so weit das Wasser nicht zum Teil solche bedingt) erhalten. Es ist derselbe Schluß, nach welchem sich *Limulus*, die alte, spinnenverwandte Landform, in der Litoralzone erhielt, oder nach welchem in der Brandung, der die Chitoniden nach meiner von Plate (26) näher begründeten Ansicht Entstehung und Eigenart verdanken, nicht die altertümlichsten Formen mehr hausen, sondern die in konsequenter Weiterbildung am meisten umgemodelten, die Acanthopleuriden; die atavistischen Lepidopleuriden haben sich in tieferem Wasser erhalten.

Auf zwei Folgerungen, die sich aus der Lungenatmung und dem Landleben der alten Pleurotomarien ergeben, mag noch kurz hingewiesen sein. Ähnlich wie die Hedyliden des Süßwassers sich von der terrestren *Ostracolethe* ableiten, so hat die potamophile *Valvata* allein noch die Randkiemen der Pleurotomarien, von denen nur noch die eine fungiert. Ebenso erklärt sich, worauf ich schon hinwies (40), die wunderliche Lunge von *Ampullaria* über der Kiemenhöhle, von dieser aus durch ein Loch zugänglich, leicht aus früherem Landaufenthalte. Die Decke war erst eine echte Lunge neben der Kieme. Bei der Rückwanderung ins Süßwasser wurde schließlich jede Luftblase, die sich eben an dieser Decke noch hielt, möglichst ausgenutzt, indem die Wände rings sich herandrängten, wodurch das Diaphragma oder die durchbohrte Decke der Kiemenhöhle entstand. Um den Wert auch der relativ kleinen Blase zu würdigen, braucht man sich nur des außerordentlich geringen Luftverbrauchs unsrer Schnecken zu erinnern.

Über die Tectibranchien.

Ich habe kaum nötig anzudeuten, wie die verschiedenen Autoren einen Zusammenhang zu konstruieren versuchen zwischen Vorderkiemern, Tectibranchien, Basommatophoren und Stylommatophoren. Bouvier knüpfte zuerst *Actaeon* an die Trochiden an, v. Ihering war wohl der erste, der Basommatophoren und Tectibranchien in näheren, begründeten Zusammenhang brachte, Pelseneer (20), Plate u. a. nahmen die Auriculiden für erste Pulmonaten, von den Tectibranchien aus, Plate suchte eine weitere Stufe bei den Achatinen oder Bulimen. Das alles bildet einen tastenden Zusammenhang.

Die wichtigsten Argumente hat man vom Nervensystem hergenommen. Es zeigt seine gleichmäßigste Ausgestaltung bei den Basommatophoren, wo Lacaze-Duthiers, der Meister monographischer Darstellung, die klarste Übersicht gab. Alle Ganglien erscheinen hier getrennt und abgerundet, zwei Cerebralganglien, zwei Buccal-, zwei Pedal-, zwei Pleural-, zwei Parietalganglien und ein Visceralknoten, alle in engem Verbande um den Schlund.

Da kam Bouviers Entdeckung, daß bei *Actaeon* das System durch eine lange, noch etwas gekreuzte Visceralkommissur ausgezeichnet ist; das gab die Anknüpfung an die Chiastoneuren oder Vorderkiemer (5).

Dem steht aber Plates Entdeckung gegenüber, daß auch Chiline, ein echtes Basommatophor, eine ähnliche Visceralkommissur hat (25).

In dieser Hinsicht kann man also die Basommatophoren ebenso als Grundlage und Ausgangspunkt nehmen.

Die Sache wird bereits bestimmter, wenn wir GUIARTS neuste Arbeit über die Tectibranchien (11) zur Hand nehmen. Hier haben wir überall, und zwar bereits bei *Actaeon*, eine Verschmelzung der Cerebralganglien mit den pleuralen, also keineswegs mehr ursprüngliches, sondern abgeleitetes Verhalten.

Damit ist der Schwerpunkt bereits verlegt, und die Basommatophoren bringen das postulierte Schema am reinsten zum Ausdruck.

Es ist beiläufig genau dasselbe Nervensystem, das wir auch bei den Clausilien finden, selbst in der Reinheit der doppelten Pedalkommissur.

Damit sind wir schon so weit gediehen, daß die Basommatophoren die Wurzel bilden für die Tectibranchien, und nicht umgekehrt. Ich habe längst den Standpunkt vertreten, die Basommatophoren seien ursprünglich Landtiere (34). Eine Lunge entsteht eben nicht im Wasser. Es kommt jetzt nur noch darauf an, weitere Beweismittel zu suchen, bzw. zu prüfen, ob die Auffassung auch für die übrigen Merkmale außer dem Nervensystem Stich hält. Soviel ich sehe, für alle, sofern wir von denen absehen, die überhaupt noch keine Diskussion zulassen, wie etwa das Osphradium.

Darauf, daß Basommatophoren, allmählich in die Tiefe versetzt, Wasser in die Lungenhöhle nehmen, ist bereits hingewiesen. Es fragt sich, wo die Kieme der Tectibranchien herkommt. Man kann hier an *Ancylus* erinnern, der schon keine echte Lunge mehr besitzt, sondern statt dessen einen Hautlappen, und an den *Protancylus* von Celebes, welcher an Stelle des Lappens nach SARASINS eine gefaltete Kieme hat (27). Man kann sich fragen, ob der Lappen am Athemloch der großen *Planorbis*, den sie unter Wasser durch Blut dehnen und als Kieme gebrauchen, in die Reihe gehört. Scharf zählt aber hierher die *Miratesta* von Celebes mit ihrer echten Tectibranchienkieme (27). Ob diese Kieme auf eine alte Randkieme von *Pleurotomaria-Valvata* zurückgeht oder als Neuerwerbung zu betrachten ist, muß noch dahingestellt bleiben.

In der Schale stehen wohl zwei Formen als abweichend, man möchte sagen, intermediär da, *Miratesta* und die großen Auriculaceen. Man könnte sie, die von unbestrittenen Pulmonaten stammen, leicht an die derbsten Stylommatophorengehäuse oder an Vorderkiemer anreihen. Jedenfalls erscheinen ihnen gegenüber die meisten, ja wohl alle Schalen der Tectibranchien als zart und abgeleitet.

Die Fühler von *Physa*, die bis ins Palaeozoicum zurückreichen soll, und von *Planorbis* sind die schlanksten, die am meisten ans Landleben erinnern in ihrem derberen Gefüge. Die der Limnaeen sind unter dem Einfluß des Wassers gelockert. Der *Planorbis*-Fühler hat an der Basis eine nervöse Anschwellung. Bei *Miratesta* stellt sie sich als eine kleine Tasche dar. Von hier mögen die taschenförmigen Rhinophorien der Aplysien stammen. Unter den Tectibranchien haben wir aber die stärkste Rück- und Umbildung, wenn die Fühler zum bohrenden Kopfschild verwachsen.

Der Fuß hat bei den Tectibranchien in den Parapodien Neubildungen gewonnen, die so recht dem ungestörten Auswachsen im Wasser entsprechen.

Der Kiefer ist bei *Limnaea* wohl der ursprünglichste, insofern als noch ein oberes Mittelstück da ist, wie bei den Stylommatophoren. Nachher bilden sich die Seitenteile immer stärker aus, als Schutzplatten für die seitlichen Pharynxwände beim Schlammfressen. Mit der gleichen Eigentümlichkeit hängt der Muskelbelag des Magens und seine Auskleidung mit Kauplatten zusammen.

Die Geschlechtswerkzeuge leiten sich etwa in der gleichen Differenzierungsrichtung von *Ostracolethe*-artigen Formen ab, wie wir's bei den Janelliden und Oncidien verfolgt haben; stärkere Zerlegung der drüsigen Abschnitte, zunehmende Trennung der Leitungswege, Verlegung des Penis nach vorn, schließlich im Meere Ersatz des distalen Endes des Samenleiters durch die äußere Samenrinne, wobei *Actaeon* mit noch geschlossenem Kanal (20) trefflich an die Übergangsstelle paßt. Hier mag die Bemerkung am Platze sein, daß dieser biologisch begründete Weg viel gangbarer erscheint, als die umgekehrte Hypothese, nach welcher die Samenrinne in ganz verschiedenen Gruppen (Prosobranchien und Hinterkiemern) ohne Parallele in anderen Tierklassen entstanden sein und sich nachträglich geschlossen haben sollte.

So spitzt sich alles darauf zu, daß die Tectibranchien von beschalten Pulmonaten abstammen, gleichgültig ob die Vorfahren schon zu echten Stylommatophoren differenziert waren, — so gut wie die Nudibranchien von nackten Stylommatophoren.

Über den Hermaphroditismus der Mollusken.

Pelseneer hat die Zwitterformen unter den Weichtieren zusammengestellt und ihre Entstehung erörtert (19). Die Fälle sind die folgenden:

Scaphopoden und Cephalopoden: 0.

Amphineura: Alle Neomeniiden.

Gastropoden: Streptoneura: *Valvata*, *Onchidiopsis*, *Marsenina*, *Entoconcha* (ebenso andre Schmarotzer).

Dazu sporadisch: diöcische Ampullarien.

Doch sind auch Docoglossen nicht ausgeschlossen, sporadisch Patellen, wenn sie nicht nach Art der Acmaeen zu beurteilen sein sollten, denn diese sind nach Willcox anfangs männlich, später weiblich, mit kurzem Übergangsstadium.

Alle Euthyneuren (Opisthobranchien und Pulmonaten).

Lamellibranchien: Arten von *Pecten*, *Ostrea*, *Cardium*, *Entovalva*, Cycladen, Poromyiden, alle Anatinaceen.

Dazu sporadisch: diöcische Anodonten.

Bisherigen Anschauungen entsprechend, kommt Pelseneer zu dem Schluß, daß Diöcie für die Mollusken das Ursprüngliche sei und Hermaphroditismus nachträglich erworben und zwar in verschiedener Weise, da die Zwitterdrüse sich verschieden verhält, je nach engerem Nebeneinander oder schärferer Trennung der weiblichen und männlichen Keimzellen.

Nach meiner Anschauung verhält sich die Sache umgekehrt. Gehen wir auf Landgastropoden zurück, dann ist zunächst klar, wie oben auseinandergesetzt, daß anfangs Begattungswerkzeuge da sein mußten. Das Stadium der Diotocardien, welche die Zeugungsstoffe frei entleeren, ist ein sekundäres. Das wird wohl am klarsten durch die neuen Untersuchungen über die Neritiden, zuletzt von Thiele (43) bewiesen; wir finden bei ihnen besondere Genitalwege und Genitalporen, und nur im weiblichen Geschlecht wird noch die rechte Niere, die beim Männchen verloren geht, zu Receptaculum seminis und Vagina umgewandelt. Wir haben also kein Recht, die Verhältnisse der anderen Diotocardien als ursprünglich zu betrachten. Nehmen wir vielmehr das Konvergieren der ältesten Vorderkiemer, Hinterkiemer und Lungenschnecken auf dem Lande, dann haben wir die einfache Lösung, daß die Urformen, so gut wie ihre Vorfahren, die Turbellarien, Zwitter waren; die Lungenschnecken haben das meiste Recht, in bezug auf die Genitalien als die ursprünglichsten genommen zu werden, wobei ich mich freilich noch hüte, ihre mannigfachen sekundären Anhänge im einzelnen phylogenetisch zu deuten.

Von diesem Gesichtspunkte aus wird die ganze Entwicklung jedenfalls viel einfacher, beinahe selbstverständlich. Die vereinzelten Vorkommnisse von Hermaphroditismus unter den Muscheln sind Rück-

schläge, bei der Langsamkeit der Tiere von Vorteil. Ebenso stellen sich Schmarotzer.

Man kann hier recht wohl als Parallele die niederen Wirbeltiere anführen. Der vereinzelte Hermaphroditismus niederer Gruppen, Kröten und Cyclostomen, wird doch allgemein als Rückschlag aufgefaßt, nicht aber als Neuerwerbung.

Valvata, mit Bezug auf die Kieme so altertümlich wie die Pleurotomarien (s. o.), ist im Süßwasser Zwitter geblieben, denn die Diöcie ist am schärfsten bei der erzwungenen halben Sessilität in der Brandungszone, gleichzeitig mit der freien Aussaat der Zeugungsstoffe (ja man muß wohl Diöcie ohne Copula den Zwittern gegenüber als Verarmung bezeichnen).

Ebenso wie *Valvata* sind die Ampullarien mit gelegentlichem Hermaphroditismus aufzufassen.

Schwierigkeiten machen eigentlich nur die Lamellariiden. Aber ich stehe nicht an, zu behaupten, daß diese Tiere mit den mannigfachsten anatomischen Eigenheiten, die uns Bergh kennen lehrte, und mit der wunderlichsten ontogenetischen Komplikation die merkwürdigsten Schicksale von allen Vorderkiemern hinter sich haben. Sie sind u. a. die einzigen, welche auf der Zwischenstufe zwischen Gehäuse- und Nacktschnecke stehen geblieben sind, gewissermaßen Halbnacktschnecken, wie wir sie sonst nur in reicher Entwicklung auf dem Lande am Ostpol, und ganz vereinzelt in Amerika antreffen. Diese Gruppe bedarf noch besonderer Durcharbeitung. Ich habe bereits auf verschiedene Anhaltspunkte für ihre weitgehende Umbildung hingewiesen (39).

Schließlich mache ich noch darauf aufmerksam, daß die altertümlichsten Mollusken, die Neomeniiden, mit dem Hermaphroditismus auch Copulationsorgane, Reizspicula u. dgl. zu besitzen scheinen. Kurz, der Hermaphroditismus mit Copula scheint das Ursprüngliche zu sein, und er findet sich ausnahmslos allein bei den Pulmonaten und den davon abgeleiteten Hinterkiemern.

Geographische Beziehungen.

Unter Erweiterung stelle ich hier zusammen, was schon früher vorgebracht wurde (38, 39).

Vorwiegend geographische Grundlagen sind es, von denen meine Ableitungen ihren Ausgang nehmen (40). Ecuador und Sumatra sind als Schwingpole Gebiete kontinuierlichen Lebens bis in die ältesten Zeiten zurück; der Schwingungskreis, durch die Behringsstraße über

Europa und Afrika, brachte die meisten Änderungen, die teils in morphologischer Umgestaltung, teils in Auslöschung ihren Ausdruck fanden. An den Ostpol gliedert sich die ganze Landmasse von Westasien, Europa und Afrika an, anfangs bis nach Amerika reichend, solange es dem Wasser, welches die Geoidform einzunehmen strebt, noch nicht gelang, den Atlantic auszufurchen, wie es schon früher den Pacific ausgefurcht hatte. Das Einzelne möge man in meiner Skizze (38) nachlesen[1].

Ich betone nur noch, daß der Ostpol der feuchtere, der Westpol der höhere und trocknere ist, und daß der erstere das Hauptschöpfungsgebiet darstellt, sei es wegen stärkerer Zerklüftung, sei es wegen fortwährenden Austausches mit den Rückwanderern von der größeren Landmasse. Mit demselben Umstand hängt es wohl zusammen, daß die Schöpfung Amerikas vielfach gegen die altweltliche um eine Stufe zurückgeblieben ist.

Identische Punkte sind Orte, die je zum Ostpol und zum Westpol auf beiden Erdhälften die gleiche Lage haben, so daß sie gleicher solarer Einwirkung ausgesetzt sind.

Der größere Reichtum des Ostpolgebietes zeigt sich von Anfang an durch die Erhaltung von *Nautilus* im Gebiete der alten Küstenlinie, er läßt sich bis zur Gegenwart leicht verfolgen in einer unerschöpflichen Fülle immer neuer Gattungen und Familien im Wasser und namentlich auf dem Lande. Man braucht nur die Molluskenliteratur durchzugehen. Im Meere fehlt leider meist noch die genügende Trennung beim Pacific; wenn man z. B. die sorgfältigen Angaben von Bergh beachtet, bei wie vielen Formen einfach pacifisches Vorkommen registriert wird, so wird man in den meisten Fällen annehmen können, daß es sich um die alte Erstarrungszunge handelt, die von Ostasien bis zu den Marquesas reichte, nicht aber um die Westküste Amerikas. Damit wird aber ein ganz gewaltiges Plus

[1] Für diejenigen Leser, welche sich mit der geologischen Seite des Problems befaßt haben sollten, bemerke ich, daß das wichtigste einschlägige Werk, das von Kreichgauer (— die Äquatorfrage in der Geologie —) bald nach den betr. Veröffentlichungen von P. Reibisch und mir erschien. Im großen und ganzen läßt Kreichgauer, auf Grund geologischer Studien, Nord- und Südpol um die ganze Erde wandern, über Afrika und durch den Pacific, d. h. ungefähr auf der Linie des Schwingungskreises, und ich könnte alle meine biogeographischen Deduktionen ebensogut mit Reibisch wie mit Kreichgauer in Einklang bringen, gewiß ein Beweis mehr für ihre Stichhaltigkeit. An anderm Orte soll zu zeigen versucht werden, in welcher Weise Kreichgauers Ableitungen vermutlich zu modifizieren sind.

von Nudibranchien an den Ostpol angegliedert, zu dem ebenso der ganze Indic bis zum Roten Meere und Ostafrika in ähnlicher Abhängigkeit steht. Es ist jene Summe mariner Mollusken, von denen HEDLEY mit Recht behauptet, daß sich bei einer vorgelegten Art nicht entscheiden läßt, ob sie von den Seychellen oder etwa von den Tonga-Inseln stammt. Das alles bildet die große Menge jener Schaltiere, deren pelagische Jugendformen den alten Küstenlinien vom Ostpol aus gefolgt sind und noch folgen. Für die höchste Steigerung dieser Fauna habe ich wiederholt die bunteste Ausfärbung der Dentalien von der Sulu-See zu erklären Gelegenheit genommen.

Hiermit stimmt aufs beste überein, was PILSBRY von den Landmollusken der Südseeinseln festgestellt hat (22): eine alte zusammengehörige Fauna, die indes keine Beziehungen zu Amerika zeigt.

Als Beispiele identischer Punkte mögen etwa gelten die Pleurotomarien von Japan und Westindien, die maximale Steigerung der Landprosobranchien auf den Philippinen und Westindien, eine Steigerung, deren hoher Betrag alle übrigen Tropengebiete der Erde weit hinter sich läßt; Afrika steht um ein Vielfaches zurück.

So weit wie die Pleurotomarien, geht vielleicht auch die Clausiliengattung *Apostrophia* Ehrmann zurück, sie umfaßt die *Garnieria*-Gruppe von Sumatra, die Nenien vom Westpol, mit vereinzelten Relikten von den Pyrenäen und Madeira (*Papillifera* und *Boettgeria*).

Unter den Muscheln erwähne ich zunächst nur zwei Gruppen, eine marine und eine potamophile. Die echten Perlmuscheln haben ihre Zentren im West- und Ostpolgebiet. Vom Ostpol reichen sie nach Westen bis zum Persischen Golf und Roten Meere. Um Afrika im Schwingungskreis sind sie ausgelöscht. Unter den Unioniden sind die dickschaligen, mit Knoten verzierten Formen an zwei Stellen verbreitet (14), im Mississippigebiet, einschließlich der canadischen Seen und in Nordostasien, also ganz identisch. In Slavonien gehören sie zu den Tertiärpetrefakten, als Beweis für die Überwanderung von Osten nach Westen. Die canadischen Seen mußten ihren Abfluß nach dem Mississippi nehmen zur Glacialzeit, als Canada noch weiter nördlich, also höher über dem Meeresspiegel lag als jetzt. Die Erklärung ist wohl einleuchtend genug, jedenfalls unendlich plausibler, als ein Austausch zwischen dem Mississippi und dem Amur über das Felsengebirge weg, wo sich noch dazu keine Spur findet.

Der Weg der Wanderung wird durch die neueste Arbeit über die Atlantis ziemlich genau angedeutet. SCHARFF kommt, ohne irgendwelche Beziehung zu den hier vorgetragenen Ideen, ganz unabhängig

zu dem Schluß, daß die Azoren noch bis weit in die Tertiärzeit hinein landfest gewesen sein müssen (28).

Ähnlich auf dem Lande die Philomyciden und Arioniden. Die Philomyciden gehen vom Ostpol nach Nordosten: Borneo (10), Java, Celebes, Ostchina, Formosa, Korea, Japan, Amurland, in Nordamerika bewohnen sie entsprechend die südöstlichen und östlichen Staaten (21). Die Arioniden gehen vom Ostpol nach Nordwesten (zunächst *Anadenus*), mit stärkster Steigerung unter dem Schwingungskreis in Westeuropa, nach Gattungen (*Arion, Ariunculus*, *Geomalacus*) und Arten. Der Zweig, der nach Südwesten sich abtrennte, hat seine Erhaltung und weiteste Umbildung gefunden in der *Oopelta* vom Kaplande. In Nordamerika sind die Arioniden entsprechend auf den Westen beschränkt in andern Gattungen. Dabei zeigt sich das relative Zurückstehen der amerikanischen Fauna in der Erhaltung der beschalten Zwischenformen oder Halbnacktschnecken, am charakteristischsten in Westindien.

Wir können hier weiter anknüpfen und betonen, daß damit die Halbnacktschnecken vom Westpol beinahe erschöpft sind, infolge seiner höheren Trockenheit. Dafür sind hier die langgestreckten clausilienähnlichen Stylommatophoren am reichsten entwickelt, *Rhodea*, *Eucalodium*, *Coelaxis* usw.

Die höhere Feuchtigkeit des Ostpoles verleiht ihm die größere Schöpfungskraft. Neritinen auf Bäumen, Oncidien auf Bergeshang, eine *Acanthopleura* über der Flutlinie sind drastische Zeugen. Dazu eine Fülle von Halbnacktschnecken und Nacktschnecken. Außer den erwähnten *Ostracolethe* und die Hedyliden, die große *Parmarion*-Gruppe, *Atopos*, die Janelliden, von ihnen abgeleitet verschiedene Gruppen von Nudibranchien (s. o.); die Phyllidiiden gruppieren sich noch jetzt um den Ostpol, vom Roten Meer bis zum Pacific. Dabei zeigen die Atopiden oder Rathouisiiden und die Janellen deutlich den Einfluß der Erdschwingungen, jene, indem sie, unmittelbar auf Sumatra einsetzend, nach Osten und Nordosten gehen, bis zu den Philippinen und China, diese, indem sie umgekehrt ihre Verbreitung nach Osten und Südosten nehmen, bis nach Neuseeland.

Die *Parmarion*-Gruppe hat zwei Zweige nach Westen abgegeben, einen nördlichen, in der Tertiärzeit, als wir in Tropenlage waren, *Parmacella* und das Heer der Limaciden, und einen südlicheren, die madagassisch-afrikanischen Urocycliden. Unterwegs haben die ersteren einen besonderen Entwicklungsantrieb erhalten im Kaukasus, teils weil dieses Gebirge in der Tertiärzeit, als seine Umgebungen dem

Äquator näher lagen und daher größere Wasserbedeckung hatten, feuchter war, teils weil überhaupt die höheren Gebirgslagen mit ihren Elevationsregen die Nacktschneckenentwicklung begünstigen, teils endlich weil der Kaukasus unter dem steigenden Wasserdruck bei starker, noch andauernder vulkanischer Tätigkeit erst spät emporgepreßt wurde und vermutlich gerade jetzt noch emporgepreßt wird. Seine Veränderungen haben ihren beredten Ausdruck gefunden (30) in dem außerordentlichen Reichtum von Nacktschnecken nach Familien (kaukasische Raublungenschnecken), Gattungen (*Paralimax*, *Metalimax*, *Monochroma*) und Arten (Ackerschnecken, *Paralimax* und viele andre).

Jetzt erscheint es auch nicht mehr als Zufall, daß gerade die zentral-europäischen Nacktschnecken jene wunderbare Expansionskraft erhalten haben, die viele von ihnen zu Kosmopoliten gemacht hat. Unter dem Schwingungskreis haben sie die stärksten klimatischen Veränderungen durchgemacht, und da sie dieselben überstanden, ohne zu unterliegen, ist ihre Konstitution jetzt noch gegen alle Schwankungen gefeit.

Es wäre auffallend, wenn der Ostpol seine Anlage zur Nacktschneckenbildung nicht schon viel früher zur Geltung gebracht hätte, auch an den altertümlichen Neritinen, die wir dort auf dem Lande antreffen. In der Tat dürfte die von Bergh beschriebene, zu ihnen gehörige, als Nacktschnecke unter den Vorderkiemern so auffällig isolierte *Titiscania* von den Philippinen einst auf dem Lande zur Nacktschnecke geworden sein.

Noch erwähne ich von den Polen die Basommatophoren. Der feuchte Ostpol hat die altertümlichsten Formen bewahrt, so weit sie ihre Kieme erhalten hatten: *Miratesta*, *Protancylus*, — das trocknere Westpolgebiet, so weit ihnen ihre Visceralkommissur eine ursprüngliche Stelle anweist: *Chiline*. Alle übrigen, von allen andern Gegenden, sind höher entwickelt.

Endlich schließe ich vorläufig diesen Abschnitt mit dem Hinweis, daß *Apera*, vielleicht das am weitesten umgewandelte Stylommatophor, unter dem Schwingungskreis im Kapland haust; und wenn wirklich von derselben Wurzel die Dorididen ihren Ausgang genommen haben sollten, so finden wir, in Übereinstimmung damit, deren größte und höchste Formen, *Hexabranchus* u. Verw., in der geographischen Nachbarschaft bei Madagaskar[1].

---

[1] Spezialuntersuchungen an den von Herrn Dr. Neumann in Abessinien gesammelten Nacktschnecken, deren Ergebnisse demnächst vorgelegt werden.

Eine besondere Beachtung verdienen die Kategorien der Tiefseeschnecken, und nochmals die Süßwasser- und Küstenformen. Wieder müssen einzelne Beispiele eintreten, wo die Verhältnisse genügend klarliegen.

Für Tiefseeschnecken nehme ich eine Arbeit von LOCARD (16) über die abyssicolen Gastropoden der Nordhälfte des Atlantic und zitiere der Kürze wegen nach meinem Referat im Zoologischen Centralblatt (V, S. 465).

»Auf Grund der Ausbeute des Travailleur und Talisman zeigt sich, daß die abyssische Fauna eine viel großartigere Ausbreitung hat, als man bisher annahm. Der Zusammenhang zwischen Tiefseeformen niedriger Breitengrade und Flachwasserformen aus dem Norden läßt sich Schritt für Schritt verfolgen, in völliger Abhängigkeit von der Temperatur. Die Bodenschwelle nördlich von Bergen haben die betreffenden Formen nordwärts nicht überschritten; sie sind südwärts in die Tiefe gewandert, und zwar auf beiden Seiten des Atlantic gleichmäßig und nicht bloß an den Kontinenten entlang, sondern auch im freien Ozean, zu den Azoren, selbst bis Ascension und St. Helena. Im Busen von Guinea und ebenso auf der amerikanischen Seite auf der Breite von Pernambuco finden sie ihre Südgrenze, infolge entgegengesetzter Strömungen (?). Man kann sich das Terrain dieser Arten als ein unregelmäßiges Dreieck vorstellen, dessen Spitze unter 75° n. B. liegt und dessen Basis unter 15° n. B. sich zwischen Afrika und Amerika ausspannt, die Spitze liegt im flachen Wasser, die Basis auf der amerikanischen Seite in 800 m, auf der afrikanischen in 2000 m Tiefe.

»Bei dieser Wanderung dienten einerseits der Biskayische Meerbusen, andrerseits der Golf von Mexiko und das Karibische Meer als eine Art von Sackgasse, deren Tiefen sich mit nordischen Formen anreicherten. Manche sind auf der europäischen Seite durch den Kanal bis nach Holland und zur Ostküste Englands vorgedrungen.«

Als diese Dinge vor fünf Jahren geschrieben wurden, mußte man sich natürlich nach irgend einer Erklärung umsehen; und so verfiel LOCARD auf Temperatur, Bodenschwellen und Strömungen. Das

haben genaue Beziehungen in nord-südlicher Richtung ergeben, keine dagegen in ost-westlicher, ganz der Schwingungsrichtung gemäß, wobei das Hochland von Abessinien die Einbruchspforte darstellt, durch welche die südeuropäische Fauna nach dem Süden gelangen konnte. Eine reiche Menge von Ackerschnecken knüpft an Südosteuropa und den Kaukasus an, während anderseits *Spirotoxon* vom Kilimandscharo heraufreicht. Man kann darauf hinweisen, daß Clausilien und Vitrinen die gleiche Linie einhalten.

kommt natürlich alles ebenso in Betracht, aber erst sekundär. Jetzt halte ich Locards Ergebnisse für eine der glänzendsten Bestätigungen der Schwingpoltheorie. Die tiefsten Punkte des Dreiecks lagen einst in der Urzeit weiter im Norden in der Litoralregion. Die Schwingung nach Süden brachte sie immer tiefer unter Wasser. Gleichzeitig drangen die Formen, der Geschwindigkeit der Schwingung entsprechend, im Litoral weiter nach Norden vor, immer den Punkt der anfänglichen Isotherme festhaltend, der eben weiter nach Norden rückte. Durch Fortsetzung dieses Vorganges mußte das gegenwärtige Bild entstehen. Wer bloß mit der Wärme rechnen wollte, hätte Schwierigkeiten mit der verschiedenen Tiefe auf der amerikanischen und europäischen Seite. Die Schwingpoltheorie hebt sie auf, denn sie fordert die Differenz. Die Überflutung ist am stärksten unter dem Schwingungskreis und nimmt kontinuierlich nach dem Westpol zu ab.

Noch bin ich nicht in der Lage, die Zeiten des Herganges genau zu bestimmen; dazu gehört eine gründliche Durcharbeitung der Paläontologie. Sicherlich liegt aber hier ein Kernpunkt vor, an den sich später genaue Rechnung anlegen wird.

Ich mag aber nicht unterlassen, eine prächtige Parallele aus der Geologie anzuführen, es ist Waagens berühmter Nachweis von der allmählichen Umwandlung der indischen Ammoniten, nicht in den einzelnen Species, sondern in ganzen übereinandergelagerten Faunen. Setzen wir den Fall, welcher wohl der allgemeinen Annahme entspricht, daß die Ammoniten hemipelagische Formen waren, dann erklärt sich das Phänomen einfach aus einer Zeit, wo Indien dem Äquator zu schwankte. Die Küste rückte immer weiter nach Norden, der Wohnort wurde immer wärmer. Die ganze Fauna als solche mußte sich ändern, teils wohl infolge der Wärme, teils auch vielleicht, weil die Tiere sich weiter von der Küste entfernten. Indien aber ist vermutlich ein geeigneterer Ort für die Erscheinung als Europa, weil der Betrag der Schwingung hier viel geringer war und die Fauna Zeit hatte, den Änderungen zu folgen, ohne vernichtet zu werden.

Die Verhältnisse des Süßwassers zum Meere einerseits, zum Lande andrerseits sind schwer zu verfolgen. Bei neuen Meeresverbindungen durch Einbruch geht es wohl noch am besten. So hat die östliche Ostsee Nordformen (*Cyprina islandica* namentlich) aus dem Weißen Meere geschöpft nicht zur Eiszeit, als der Norden höher aus dem Wasser herauslag und infolgedessen die nordischen Gletscher

stärkere Neigung nach Süden hatten, sondern vorher beim Schwanken nach Süden. Beim Tanganjika mit seiner abyssischen marinen Fauna hat sich MOORE vermutlich versehen, wenn er die Verwandten im Indic suchte. Der Tanganjika schöpfte, wie wir jetzt wissen, aus dem Atlantic, der Kongo hat immer die tiefste Stelle des Landes innegehalten. Die Zeit des Einbruchs dürfte unsrer Eiszeit entsprechen, als unsre Erdhälfte nach Norden schwankte.

Eine Folge unsrer jetzigen Bewegung nach dem Äquator zu zeigt sich sehr scharf auf beiden Seiten des Atlantic darin, daß fast alle Flüsse, die ihm hüben und drüben zuströmen, ihre Betten noch eine Strecke weit als submarine Rinnen in den Ozean vorschieben, — der beste Beweis für die zunehmende Überflutung. (Ausgenommen sind nur solche Ströme, die durch eine ungeheure Sedimentmasse die Rinne zuschütten, wie der Mississippi). Es versteht sich von selbst, daß bei solchem Untertauchen der Küste Land- und Süßwasserformen ins Meer kamen, und ich habe oben die Nudibranchienschöpfung auf solche Vorgänge zurückgeführt. Es fragt sich, ob auch bei uns unter dem Schwingungskreis solche Umformungen statthaben oder ob der hohe Betrag der mit der maximalen Bewegung verbundenen Klimaschwankungen die Anpassung der Binnenformen an das Seewasser verhindert. Die umgekehrte Schwankung, während der Eiszeit, mußte notgedrungen ebensoviel marine Litoralformen aufs Land und in die Flüsse verlegen. Leider wissen wir gerade von diesen Übergangsformen noch wenig genug. Die großen scheinen zumeist ausgelöscht zu sein, wenigstens unter den Schnecken. Unter den Muscheln kommen namentlich seßhafte in Betracht mit ihrer hohen Ortsstetigkeit, und da kann man wohl die Miesmuscheln sowie die Flußaustern aus dem Unterlauf von Guadiana, Tejo, Garonne anführen. Unter den Schnecken sind es eine Reihe kleiner Formen, die das Zwischengebiet kennzeichnen und wahrscheinlich die Wurzeln für Neuschöpfungen enthalten, die *Neritina* in der Ostsee, ähnlich die schwierigen Hydrobien, die Assimineen, im Süden namentlich die Truncatellen; dazu kommen etwa die Auriculaceen, sowie die Thalassophilen. Auch die Unsicherheit über die systematische Aufteilung der Melanien gehört wohl hierher. Erst die schärfere Entscheidung für das eine oder andre Gebiet wird, unter entsprechender physiologisch-morphologischer Umwandlung, wohl ein reiches Aufblühen dieser Gruppen zur Folge haben. Die Morphologie hat jetzt noch genug zu tun mit der Aufklärung der gröberen, von der Natur längst festgelegten Unterschiede. Erst die Zukunft kann das Verständnis für die prospektiven

Formen gewinnen. Als eine Gattung, die erst in jüngerer Zeit einen solchen Schritt vom Lande ins Süßwasser getan hat, muß *Succinea* gelten, wie ich schon früher ausführte. Dem entspricht die schärfere Trennung der älteren kleinen, rein terrestren *Succinea oblonga*, welche für äolische Lößbildungen charakteristisch ist, also gewiß ganz auf dem Trocknen lebte, und das Aufbrechen der größeren amphibischen Formen vom Wasserrande in eine Menge schwer definierbarer Species; ja die Artbildung ist hier noch weiter im biologischen Flusse, als Lebensalter und Geschlechtsreife zwischen einem Sommer und mehreren Jahren schwanken.

Es mag genügen, das unsichere Übergangsgebiet gestreift zu haben; die besten Aufschlüsse sind von Schwingpolnähe, namentlich vom Ostpol, zu erhoffen.

Die Heteropoden.

Ich habe bis jetzt darauf verzichtet, die pelagischen Schnecken in den Kreis der Betrachtungen zu ziehen. Vorläufig kann ich auch noch nicht den Versuch wagen, etwa *Phyllirrhoe*[1], *Glaucus* oder *Janthina* geographisch oder geologisch abzuleiten. Diese zirkumäquatorialen Formen stehen zu isoliert, als daß man über vage Hypothesen hinauskäme. Nur das läßt sich annehmen, daß sie als Erwachsene ins hohe Meer gingen, vielleicht von einem untergetauchten Atoll oder dergleichen. Dasselbe muß von den Pteropoden gelten, die nach Pelseneers Ableitung in zwei Kolonnen von Tectibranchien aus, durch stärkere Entwicklung der Parapodien, das Schwimmen lernten. Deren Differenzierung ist schon zu weit gegangen, sie sind zu alt, als daß die Rechnung leicht wäre.

Anders scheint es bei den Heteropoden. Die Ähnlichkeit ihrer Fußgliederung mit der der longicommissuraten Neotaenioglossen, der Strombiden etwa, ist zu auffallend, als daß sie auf bloßem Zufall beruhen sollte. Die Ähnlichkeit wird noch größer, wenn man sein Augenmerk auf die einfachste und ursprünglichste Form, auf *Atlanta* richtet, deren Fuß neben Schale und Deckel die Verwandtschaft am reinsten zum Ausdruck bringt. Die *Atlanta*-Larve hat nach Gegenbaur dieselben langen gespaltenen Velarzipfel, wie sie vielen eupelagischen Vorderkiemerlarven eigen sind, den *Tritonium*-Larven z. B., um eine Form der erwähnten Gruppe zu nennen. Diese Larven, streng, wie die Heteropoden, auf das Warmwassergebiet beschränkt, sind

[1] Für *Phyllirrhoe* ist inzwischen Aussicht geworden.

auf unsrer Erdhälfte nirgends häufiger, als im Indic. Einige von ihnen gehen so weit, daß ich früher schloß, daß sie noch jetzt in jahrelanger Wanderung von Westindien nach Ostindien gelangen oder vermutlich umgekehrt. Die genauere Feststellung des Weges, den sie am meisten innehalten, dürfte die alte Küstenlinie ergeben, welche Afrika mit dem Ost- und Westpol verband (38). Vorläufig liegen nur Andeutungen vor. Nach den Strömungen, die jetzt im Meere herrschen, scheint es fast unmöglich, daß diese Formen um Afrikas Südspitze herumkommen, wegen des kalten Wassers, das an der Westseite aufsteigt. So sehr ich zu der Vermutung neige, es möchte doch zu irgend einer Jahreszeit die Passage durch geringe Stromverschiebungen frei sein, so müßte die entgegengesetzte Feststellung zu der Deutung führen, daß namentlich die *Dolium*-Larve von beiden Polen aus noch jetzt der Linie folgt, soweit es eben geht.

Es lohnt vorläufig nicht, der Sache weiter nachzuhängen, bis neue Unterlagen da sind. Wohl aber liegt es nahe, aus solchen eupelagischen Larven bei der großen Ähnlichkeit die Atlanten und die Heteropoden schlechthin abzuleiten. Dazu wäre die Annahme nötig, daß die Larven, auch ohne anzulanden, im freien Meere geschlechtsreif geworden wären. Diese Annahme stößt wohl kaum auf ernsten Widerspruch. Ob mit dieser Geschlechtsreife, bez. mit dem Begattungstriebe, der bei Schnecken in den Genitalorganen ganz außerordentliche morphologische Umwandlungen hervorgebracht hat, auch die erste Herausbildung des Kielfußes zusammenhängt, ist zwar fraglich, läßt sich aber doch wahrscheinlich machen. Wenn die Haftscheibe, die bei dem Männchen vorwiegt und als Rest der Kriechsohle gedeutet wird, wirklich dazu da ist, die Tiere während der Copula im Meere zusammenzuhalten, so kann man sich recht wohl vorstellen, daß das Spiel der Wellen, bestrebt, die Tiere auseinanderzureißen, einen Zug ausgeübt hat, der den Hautmuskelschlauch als Kiel hervorzog. Durch Funktionswechsel würde dann die Platte nachträglich zum Schwimmorgan geworden sein.

Als Schöpfungsherd kann wiederum wohl nur der Ostpol genommen werden; denn dessen Meere enthalten nicht nur die zirkumäquatorial verbreiteten Formen, sondern dazu noch den ganz abweichenden Typus mit der breiten Ausladung des gequollenen Körpers: *Pterosoma*. Der Schwingungskreis mit seinen starken Temperaturschwankungen konnte auf diese stenothermen Formen höchstens vernichtend wirken, nicht aber schöpferisch. Das hohe Wärmebedürfnis weist an und für sich auf einen Schwingpol hin.

Allgemeine morphologische und systematische Beziehungen.

Die Hauptveränderung, welche die hier vertretene Betrachtungsweise gegen die frühere verbreitete Auffassung bringt, betrifft die Vertiefung der Mantelhöhle, meinetwegen des Prorhipidoglossum, als Lunge, auf dem Lande. In der Tat hat wohl bisher kein Mensch daran gedacht, die Kiemenhöhle einer Form, welche nur am Mantelrande hervorstehende Kiemen hat, wie *Valvata*, dadurch zu erklären, daß man den hinteren, der Länge nach festgewachsenen Teil der Kieme, den schon BÜTSCHLI für den sekundär erworbenen nahm, wieder verloren gehen ließ. Man hat überhaupt an gar keine Erklärung gedacht. Jetzt löst sich das Rätsel ohne weiteres. *Pleurotomaria* zeigt ebenso durch ihr Lungengefäßnetz, wie durch ihre Verbreitung, daß die ältesten Schnecken eine Lunge hatten. Es liegt vielleicht nahe, anzunehmen, daß die Lunge überhaupt den Kiemen vorherging und daß die Opisthobranchienkieme nur infolge einer Konvergenzerscheinung von Lungenschnecken gewonnen wurde. Doch verlieren sich diese Vorgänge in nebelgrauer Ferne, und man kann höchstens mit Wahrscheinlichkeiten rechnen. Der Umstand, daß die Neomeniiden überhaupt keine Kieme haben, deutet wohl darauf hin, daß selbst die Kiemen sekundäre Erwerbungen sind nach der Lunge.

Alle die Schlüsse, die neuerdings THIELE zieht (43), gehören hierher. Er erklärt sowohl die Chitonkiemen, als die von *Chaetoderma*, für Neuerwerbungen, die mit einem ursprünglichen Ctenidium nichts zu tun haben.

Ich sehe also keinen Grund, den Gastropoden von Anfang an ein Kiemenpaar zuzusprechen, sie besaßen selbst Randkiemen nicht. Man müßte, wenn man sie aus dem Wasser mit aufs Land genommen sein lassen wollte, die einzigartige Bewegung durch lokomotorische Wellen, die allein den ungegliederten ältesten Metazoen die Lastüberwindung auf dem Lande zu ermöglichen schienen, an einer zweiten Stelle, eben da wo sich nach üblicher Auffassung die Stylommatophoren von den Basommatophoren abzweigen sollten, entstanden sein lassen. Dies widerspricht aber allen Tatsachen. So sehr ich mich im Laufe der Jahre bemüht habe, die Lokomotion verschiedener Landschneckengruppen zu studieren, stets hat sich bei Stylommatophoren das scharfe Spiel lokomotorischer Querwellen gezeigt, in höchster Steigerung bei Vaginula, während umgekehrt bei anderen, die sicher auf späterer Auswanderung beruhen, irgend ein neuer, unvollkommner Modus, der nie zur Geschwindigkeit der Stylommatophoren führt,

trotz anscheinend viel größerer Anstrengung, erworben wurde, so bei *Cyclostoma* (29), bei *Pomatias* (31), bei *Pedipes* (30). Die Erwerbung und Ausbildung der lokomotorischen Wellen ist von Anfang an eine Folge des Landlebens und nur auf dem Lande kontinuierlich weiter gebildet worden. Sobald das Tier einmal ins Wasser geriet, ging zum mindesten bei der so sehr erleichterten Lokomotion (da das Wasser die Körperlast trägt) die Regelmäßigkeit jener Wellen verloren (Basommatophoren und wohl die meisten Opisthobranchien), oder es wurden, wenn die Gruppe zeitweilig (im geologischen Sinne) in der Gezeitenzone halb seßhaft geworden und die Sohle zum Saugnapf umgestaltet war, eben ganz neue Faktoren zu erneuerter Beweglichkeit eingeführt (Längsteilung der Sohle bei vielen Vorderkiemern), wobei noch schwache Reste des Wellenspiels vorkommen können, wie bei *Trochus* nach Robert.

Wenn somit die Gleitsohle mit den lokomotorischen Wellen durchaus als eine kontinuierliche terrestrische Kette erscheint von den Planarien bis zu allen Stylommatophoren, so ist umgekehrt nichts leichter als der Nachweis, daß die Kieme immer von neuem diskontinuierlich erworben wurde. Ich brauche nur an die Polyceriden oder Dorididen zu erinnern, oder um etwas zu nennen, was schon mehr ins übliche morphologische Schema hineinpasst, an die Seitenkiemen der Phyllidiiden und Pleurophyllidiiden, die der Lage nach wieder mit den Chiton- und Patellenmantelrandkiemen zusammenpassen, lauter Konvergenzen. Nun versteht sich's wohl von selbst, daß die ersten Randkiemen an das erste Atemorgan, die Lunge, anknüpfen, schon wegen der Nachbarschaft des Herzens. Diese ältesten Randkiemen, dem bilateralen Bau entsprechend in der Zweizahl, haben im Laufe der Zeit den besten für eine Kieme geeigneten Bau angenommen, in bezug auf Blutzu- und -abfuhr, Stützlamellen und geringe Dicke der respirierenden Blätter, sie mögen daher als Ctenidien unterschieden werden. Die späteren gleichartigen Erwerbungen gleichen ihnen um so mehr, je älter sie sind, so daß die Chitoniden in erste Reihe kommen; die jüngsten Adaptionen, etwa die der Nudibranchien, haben am wenigsten den typischen Bau durchgeführt. Man lasse ihnen Zeit, und sie werden immer mehr zu echten Ctenidien werden. Ich hoffe, man wird solcher Auffassung den Wert echter descendenz-theoretischer Denkungsart nicht versagen. Lamarck und Entwicklungsmechanik kommen immer wieder zu ihrem Recht.

Das Wichtigste beinahe, was mit einer solchen Ableitung der Pulmonaten in direkter Linie von Landturbellarien gewonnen ist,

scheint mir in den Genitalien zu liegen. Über den Hermaphroditismus habe ich mich oben ausgesprochen. Aber die große Mannigfaltigkeit der Genitalanhänge, Drüsen, Stilette, Pfeilsäcke, Reizkörper findet, wie mir scheint, seine einfache Erklärung in ähnlichem Reichtum der Turbellarien, während Neuerwerbungen dieser Dinge überall und überall auf Hindernisse stoßen und ohne Parallele dastehen. Ohne noch bis ins einzelne nachzurechnen, leuchtet sofort die Möglichkeit der Lösung sämtlicher Schwierigkeiten ein[1].

Bei der Ableitung der Stylommatophoren in direkter Linie wird natürlich nicht daran gedacht, das Nephridium von Anfang als einfach zu nehmen. Die Reduktion mußte gerade so gut vor sich gehen als im Wasser, vielleicht und wahrscheinlich noch schneller deshalb, weil das Landleben durchweg schärfere Ökonomie, concisere äußere und innere Formen verlangt. Das Gleichmaß des Wassers hat vielfach auch die älteren Zwischenstufen konserviert. Einen logischen Zwang die Niere der Pulmonaten von der Hinter- oder Vorderkiemerniere abzuleiten, würde ich nur dann anerkennen, wenn die Nephridien der verschiedenen größeren oder kleineren Schneckengruppen eine zusammenhängende Reihe bildeten, die sich phylogenetisch deuten ließe. Bekanntlich ist das keineswegs der Fall, und das Stylommatophorennephridium ist vielfach eine einfache Urinkammer im Hintergrunde der Lungenhöhle, die durch die Nierenspritze mit dem Pericard, durch den Nierenporus mit der Außenwelt kommuniziert, ohne alle weitere Komplikation.

Ein ähnlicher Gesichtspunkt gilt für das Nervensystem. Ob ich im Komplex der Mantelorgane zunächst eine Lunge annehme oder Ctenidien, macht schwerlich einen Unterschied. Es wurden Visceralganglien dadurch gesetzt, so oder so. Die Nervenzentren sind anfangs Markstränge wie bei Plattwürmern. Ihre Konzentration zu Ganglien

---

[1] Eine merkwürdige Angabe PLATES (24, S. 221) möchte hier festgelegt zu werden verdienen. Um die Behauptung zu stützen, daß die Oncidiiden »der opisthobranchiaten Stammform der Lungenschnecken näher stehen, als irgend eine zur Zeit bekannte Pulmonatengruppe«, führt er u. a. an: »die Bewaffnung des Penis mit Zähnen ist bei den Hinterkiemern eine gewöhnliche Erscheinung, unter den Pulmonaten nur den Oncidiiden und *Triboniophorus* eigentümlich«. Da braucht man bloß auf eine große Zahl von Stylommatophoren zu verweisen aus den verschiedensten Gruppen, die sich solcher Zähne, häufig allerdings als Reizpapillen bezeichnet, erfreuen. Freilich macht es keinen Unterschied, ob sie auf der Innenwand der Penisscheide sitzen, denn diese wird bei der Ausstülpung zur Außenwand des Penis. — Ich füge die Bemerkung ein, um nicht den Irrtum festwurzeln zu lassen.

geht nichts weniger als gleichmäßig. Wenn auch wieder im Meere das größte Heer der in dieser Hinsicht altertümlichsten Formen erhalten ist, so fehlt es doch keineswegs an Schnecken mit pedalen Marksträngen auf dem Lande oder im Süßwasser: *Cyclophorus*, *Ampullaria*, *Paludina*. Umgekehrt hat die kleine hermaphroditische *Valvata* mit der atavistischen Kiemenbildung hoch konzentrierte Pedalganglien. Man kann also wiederum bloß mit einer allgemeinen Entwicklungsbahn rechnen ohne strenge gegenseitige Ableitung. Im Gebiete der Visceralkommissur hat das Süßwasser unter den Basommatophoren die älteste Konfiguration aufbewahrt: *Chiline*.

Wo haben wir nun die Prorhipidoglossen[1] zu suchen? Gemäß dem Grundsatz, rein konstruktive Formen möglichst auszuschließen und soweit angängig, mit Wirklichkeiten zu rechnen, werden wir uns unter den Napfschnecken umsehen. Hier haben wir Vertreter unter allen Ordnungen, unter den Pulmonaten auf dem Lande die ostindische Gattung *Camptonyx*, ihrem geographischen Vorkommen nach wohl die altertümlichste, zwar zu den Auriculaceen, speziell zu den amphibischen Otiniden gezählt, aber streng terrestrisch nach Patellenart am Felsen klebend, unter den Limnaeaceen die Ancyliden, unter den Thalassophilen, an der Grenze vielleicht zwischen Pulmonaten und Opisthobranchien die Siphonarien, unter den Diotocardien die Docoglossen, unter den Monotocardien die Capuliden und Verwandte. Ein ganzes Heer konvergenter Schalen. Im Meere kommt es vor, daß Schnecken mit äußerer napfförmiger Schale ohne wesentliche Veränderung über diese hinaus wachsen, wie die Umbrellen. Nicht so auf dem Lande; denn hier wird entweder bei völligem Gleichmaß der Luftfeuchtigkeit die Schale zur inneren, oder bei wechselnder Sättigung ist nur dann freiere Bewegung möglich, wenn das Gehäuse jederzeit den Körper ganz in sich aufzunehmen vermag. Hier mag sich also zuerst der Vorgang der Schalenaufwindung und Asymmetrie vollzogen haben, sei es mehr nach dem von Lang entwickelten Prinzip, der Atemhöhle freieren Zugang zu schaffen, sei es mehr unter der Einwirkung der bei schon verbreiterter Sohle nur noch einseitig möglichen Copula, wovon ich ausging, auf die Tatsache gestützt, daß von allen sonst paarigen Weichtierorganen bei den Schnecken durchweg nur die Gonade unpaar erscheint, sei es, daß beide Prinzipien gleichzeitig wirkten.

[1] So deplaciert oder mindestens ungenau der Name *Prorhipidoglossum* jetzt erscheint, so mag ich mich doch der Bequemlichkeit wegen zunächst nicht entschließen ihn fallen zu lassen oder durch einen neuen zu ersetzen.

Der Unterschied zwischen *Neomenia* und den ältesten Gastropoden wäre nach dieser Auffassung der:

Beide gehen auf den Kreis der Turbellarien zurück, die Nemertinen mit eingerechnet, aber *Neomenia*, indem bei der Wurmgestalt das ganze Integument eine Cuticula abscheidet und nur die Mittelsohle freiläßt, die Gastropoden, indem nur die Rückenfläche eine Cuticularplatte bildet, welche zum Schutz an die Unterlage angedrückt wird. Ob etwa der Unterschied auf verschiedenem Boden beruht — *Neomenia* auf und in trocknendem Erdreich, die Schnecken am Felsen —, dafür läßt sich höchstens die biologische Tatsache zur Entscheidung ins Feld führen, daß alle altertümlichen Landschnecken mit Vorliebe Flechten fressen, die Clausilien (deren Bedeutung s. o.) sogar ausschließlich. Flechten sind aber wohl ursprünglich in Anpassung an Felsen entstanden.

Die Herleitung vom flechtenbedeckten Felsen hat vielleicht noch mehreres für sich; der senkrechte Zug nach unten bedingte die Schalenform der Jakobinermütze, die »Torsion ventrale«, die so oft betont wurde. Er wirkte weiter zur Verlängerung der Schale bei der Aufwindung, ja er drückte, im Langschen Sinne, sehr bald die hinten gelegene Lunge zusammen und zwang sie zu seitlicher Abweichung. Hingewiesen mag aber darauf werden, daß die von Thiele so oft betonte Differenz zwischen dem Fuße der Solenogastren und Chitonen sich jetzt aufs einfachste erklärt. Wenn er mit Recht darauf hinweist, daß die schmale Bauchrinne der Neomenien unmöglich der ganzen Chitonsohle entsprechen könne, daß vielmehr die Lage der Pedalstränge bei den Aplacophoren zwingt, ihr seitliches, in die Cuticularbedeckung einbezogenes Integument der Hauptfläche des Chitonfußes zu parallelisieren, dann handelt es sich bei den Vorfahren der Neomenien um Formen mit schmaler, bei denen der Chitonen um solche mit breiter Kriechsohle; beide mochten im übrigen nahe genug miteinander verwandt sein.

Bei solcher Ableitung erscheint der so häufig als archaistisch angesehene Schalenschlitz der Gastropoden als ein sekundärer, erst erworben, um auch die im Wasser dazu gekommenen Randkiemen zu überdecken. Dagegen mag das Operculum sehr bald auf dem Lande gewonnen sein, zunächst auch am Felsen, wie bei den Clausilien, sobald die flache Schale zur spiraligen geworden ist.

Auch die Form und Umwandlung des Columellaris gewinnt jetzt an Klarheit. Er ist in der Tat zuerst ein echter Spindelmuskel, wie bei den Stylommatophoren, und die Fühler werden bald einstülpbar.

Alle die übrigen Anheftungen an der Schale, die namentlich bei Prosobranchien so stark wechseln, sind sekundäre Erwerbungen und Verschiebungen, gewonnen im Bereich der Brandung, wo ein festes Ansaugen vonnöten wird. Hier haben bloß die Formen, die bei der Pendulation der Erde in tiefere Regionen des Litorals unterhalb der Brandung sich hinabführen ließen, einigermaßen normale Anheftung bewahrt, wie die Pleurotomarien, von denen aus sich an submarinen Felsen höhere und beweglichere Vorderkiemer entwickelten.

Die Gründe für die Umwandlung der retraktilen Fühler in kontraktile, und für die Zerlegung eines Columellaris in seine Komponenten, für ihre allmähliche Rückbildung lassen sich leicht den Pulmonaten entnehmen und zwar ganz verschiedenen Gruppen, den Philomyciden und Arioniden, den Testacellen und Libanien unter den Testacelliden, Pseudomilax unter den kaukasischen Raublungenschnecken, den Janelliden, bei denen der eigentliche Ommatophorenretractor kaum noch aus verschiedenen, in der benachbarten Haut wurzelnden Muskelbündeln herauszufinden, den Vaginuliden und Oncidiiden, bei denen er ganz geschwunden ist, eine beredte Reihe.

Was auf dem Lande am Kopfende von Anhängseln erworben wurde, wächst unter Umständen im Gleichmaß des Wassers weiter, aus, verzweigt sich wohl und wiederholt sich an den Seiten des Körpers; so entsteht das, was Bergh bei vielen Nudibranchien als Mantelgebräme bezeichnet, so bildet sich das Epipodium mit seinen Fühlern, die unter Umständen, bei *Trochus* z. B., genau die histologische Struktur und die Sinnesknospen enthalten, die zuerst am Kopf erworben wurden. Als Parallele sind die Seitenorgane der Anneliden und der Fische zu nennen, die nichts weniger darstellen, als phylogenetisch verwandte Dinge.

Betreffs der Radula habe ich (im Bronn) darauf hingewiesen, daß wohl die Pleurotomarienraspel, die nach allgemeiner Auffassung die altertümlichste sein soll und auf die ich den Gruppennamen »*Hystrichoglossa*« gegründet habe, in dem Besatz lateraler Zähne mit einer Bürste einzelner Haare wohl den ersten Anfang enthält, insofern als jede Borste vielleicht einem Odontoblasten entstammt und der ganze Zahn ein Verschmelzungsprodukt darstellt. Jetzt kann ich die Radula von *Ostracolethe* an die Seite stellen; sie ist vielleicht noch ursprünglicher. Die große Menge der gleichmäßigen Zähne übertrifft wohl an Zahl reichlich die von *Pleurotomaria*, ja man kann vermuten, daß die Dentikel auf einzelne Zellen zurückgehen. Die Längsfalten aber legen selbst den Gedanken nahe, daß die

Pleurotomarienradula aus der von *Ostracolethe* oder einer ähnlichen entstanden sein möchte. Man braucht nur die Längsfalten weniger und derber werden zu lassen, um daraus die Verschiedenheit der Pleurotomarienzähne in ihren allmählichen Übergängen zu erhalten.

Der Pharynx leitet sich wohl am leichtesten von dem der Turbellarien ab.

Den ursprünglichen Darm mit seinen Seitentaschen kann man sich wohl am leichtesten als Parallele zum Nemertinendarm, der doch auch auf Turbellarien zurückgeht, vorstellen. Bei den Pulmonaten ist er in schärfster Zusammenfassung auf die einfache Abtrennung der Leber losgegangen, die mannigfachen Zwischenstufen, die sich morphologisch vielfach verzweigt haben, sind bei den rückgewanderten Vorderkiemern im Wasser erhalten geblieben. Daß ich den Darm der Cladohepatiker von dem der Stylommatophoren herleite, ist oben gezeigt worden.

Die Speicheldrüsen sind, wie bei andern Tiergruppen auch, Erwerbungen des Landlebens; im Wasser war Einspeicheln der Nahrung überflüssig. Im Meere haben dann die Speicheldrüsen mancherlei andre Funktionen übernommen, Abscheidung von Giften und Säuren.

Noch endlich eine biologische Bemerkung. Der Schneckenkörper hat die Fähigkeit, Nesselkapseln und Nesselgift zu erzeugen. Die Cnidocysten könnten nur auf Cölenteraten oder Turbellarien (oder auf die Trichocysten der Infusorien) zurückgeführt werden. Die Ableitung der Weichtiere von Anneliden würde hier gar keine Erklärung ermöglichen. Wichtig erscheint hier die von André festgestellte Tatsache (1), daß auch bei terrestrischen Stylommatophoren noch Nesselorgane vorkommen, und zwar hier allein in der äußeren Haut, die Phylaciten der Hyalinien; daß diese nicht mehr das ursprüngliche Gepräge tragen, sondern besondere Form angenommen haben, entspricht nur der vervollkommnenden Form des Landlebens überhaupt.

Schließlich möchte ich darauf hinweisen, daß für die kritische Prüfung der hier vorgetragenen Ansichten vielleicht die Untersuchung der so zahlreichen und untereinander im Äußeren so sehr verschiedenen Landdeckelschnecken, deren anatomische Kenntnisse noch ganz im Argen liegen, beste Aussicht bietet. Sie sind freilich schwer zu beschaffen und klein. Möglicherweise aber bringen sie manchen unerwarteten Aufschluß, pro oder contra.

Versuch einer systematischen Übersicht.

Da über die übrigen Klassen Neues hier nicht vorgebracht wird, beschränke ich mich auf die Amphineuren und Gastropoden.

Ich suche beide von Landturbellarien, bez. von Landnemertinen abzuleiten, und zwar wohl von Anfang an in zwei getrennten, wiewohl nahe beieinander liegenden Anpassungen, beide an trocknere Örtlichkeiten, die Aplacophoren an trockneren Boden, die Schnecken an die Felsenwand mit ihren Flechten oder Algen. Dabei dürfte ein Gedanke, der viel zu fest in die gewöhnlichen phylogenetischen Erörterungen sich eingenistet hat, zurückzuweisen sein, der Gedanke an eine bestimmte Urform, die gesucht werden müßte. Das Leben ist von Anfang in jeder Organismengruppe vielseitig differenziert. Die Ansicht von Waagen, daß ganze Faunen modifiziert werden, muß immer mehr Platz greifen, so sehr auch logische Deduktionen auf scharfe Einzelbegriffe hindrängen. Wie aber v. Graff nicht einmal die Landplanarien einheitlich, sondern nur polyphyletisch zu fassen vermag, so hat man wahrscheinlich auch die Mollusken polyphyletisch von Landplanarien abzuleiten, ja vermutlich die Copulationsorgane der Rhabdocölen mit in Betracht zu ziehen. Unter den Planarien haben wir Formen genug mit schmaler oder mit breiter Gleitsohle oder Kriechleiste, wie sie v. Graff nennt, man braucht nur an unsre Erdform *Rhynchodemus* oder an die tropischen Bipalien, die um den Ostpol bei Japan und Madagaskar verbreitet sind, zu denken. Aber selbst bei den Schnecken scheint mir es, als ob abermals Formen mit verschiedener Gleitsohle von Anfang an zugrunde zu legen wären, denn wir sehen holopode Formen, wie *Clausilia*, gleich scharf getrennt von den aulacopoden; doch mag die Umwandlung der Aulacopodie in die Holopodie auch erst innerhalb der Gastropoden eingetreten sein, wie sie denn an manchen Stellen, bei den Arioniden z. B., sich noch zu vollziehen scheint (vgl. den *Arion limacopus* Westerlunds).

Trocknis führte Bodenformen von rundem Querschnitt wohl in Neomeniiden über, bei denen eine schmale Gleitsohle allein von der Cuticularerhärtung verschont blieb; flache Felsenformen dagegen drückten sich mit der Unterseite dem Gestein an, und nur der Rücken erhielt seinen Cuticularschutz mit weichem oder höchstens mit Spiculis besetztem Hyponotum darunter. In beiden Fällen wurde am Hinterende eine Einstülpung, die erste Mantelhöhle, als Lunge gebildet, um das Atemareal der Haut wieder zu vergrößern.

Eine solche Auffassung hat noch eine andre erfreuliche Vereinfachung der Rechnung zur Folge. Die Einwanderung ins Meer erscheint nicht mehr als eine freiwillige, willkürliche, sondern als passives Untertauchen. Dabei kommen ohne weiteres die Formen des flachen Erdbodens auf Sand und Schlick, die des Felsens an den Felsenstrand. Die Neomenien bleiben also Neomenien, soweit sie sich nicht nachträglich aus Bodenformen zu Halbschmarotzern umwandeln und auf Hydroiden und Korallen mehr oder weniger sessil werden, die flachen Formen dagegen mit Notum und Hyponotum geben als *Prorhipidoglossum* in der Felsenbrandung zunächst den Chitoniden, weiter den übrigen bilateralen Gruppen, den Scaphopoden, Lamellibranchien und Cephalopoden den Ursprung. Vergrößerter Leibesumfang verlangt Kiemen, die denn bald in den größeren Reihen der Chitoniden, bald als ein Paar auftreten und dann als echte Ctenidien bezeichnet werden mögen.

Die Gastropoden erhalten ihre asymmetrische Aufwindung bereits am Felsen, auf dem Lande. Da keine sicheren Andeutungen vorliegen, daß jemals die Keimdrüse innerhalb der Klasse paarig war, so vollzog sich die Verschmelzung wahrscheinlich bereits bei den Turbellarienvorfahren, wofür *Gyrator* ein Beispiel bildet. Ebenso ist es möglich, daß der Ausführgang von Anfang einfach war, d. h. daß sich der Turbellariengenitalporus zur Seite vorschob an den Mantelrand. Wenn dabei Ovarien und Hoden zur Zwitterdrüse verschmelzen und die Dotterstöcke die Eiweißdrüse abgeben und gleichzeitig die Begattungswerkzeuge unverändert fortbestehen, dann zieht sich der proximale Teil des Atrium genitale zum Spermoviduct aus. Die Nieren müssen anfangs paarig gewesen sein. Das Verhalten des Osphradiums ist durchaus unsicher. Anfangs paarig als Sinnesleiste am Hinterende, scheint bei den aulacopoden Stylommatophoren ihr Ort in der zu den Limaciden und Janelliden führenden Reihe zumeist konstant geblieben zu sein, so daß sie in die Aufwindung nicht mit einbezogen wurden und jetzt ein paariges Sinnesorgan in der Mittellinie hinter dem Mantel bestehen bleibt, bald scheint das Organ mit dem Pneumostom gewandert, bei den Testacellen, wo es in der Lungenhöhle liegt, bei den Basommatophoren, wo es zum Lacazeschen Organ in der Nähe des Atemloches umgewandelt ist; der linke Partner (bei linksgewundenen der rechte) ist dann verloren gegangen. Bald nach der Aufwindung wurde als weiterer Trockenschutz das Operculum erzeugt, vermutlich von einem Mantellappen, bald mit der Schale in Beziehung und vom Fuß gelöst (Clausilien, *Thyrophorella*), bald

mit dem Fußrücken verwachsen (Prosobranchien). Das zentrale Nervensystem besteht anfangs aus Marksträngen, die sich allmählich zu Ganglien konzentrieren, in letzter Instanz zu einem um den Schlund gruppierten Ringe; die Konzentration eilt bald in den pedalen, bald in den visceralen Ganglien schneller voraus. Die höchste Konzentration erreichen die zuletzt von den Stylommatophoren abgezweigten Nudibranchien (*Tethys*). Die Übergänge sind in verschiedener Weise erhalten, am meisten nach dem Rückwandern ins Meer; doch fehlen pedale Markstränge nicht auf dem Lande (Cyclophoriden) und im Süßwasser (Ampullarien, Neritinen, Paludinen). Höchst bezeichnend ist es dabei, daß das ursprüngliche Strickleiternervensystem des Fußes sich trotz der Konzentration der Ganglien in seiner peripherischen Ausbildung erhält bei den Stylommatophoren, weil sie die ursprüngliche Bewegung durch lokomotorische Wellen beibehalten.

Bei dem Untertauchen ins Wasser entwickeln sich am Rande der Atemhöhle zwei Randkiemen. Wenn die Schnecke sich, im Meer, vergrößert, wächst die Schale über diesen weiter und läßt den Schalenschlitz frei: *Pleurotomaria*; wenn das Tier im Süßwasser auf der geringeren Größe der alten Landlungenschnecken verharrt, bleiben die Verhältnisse unverändert: *Valvata*. Die Atrophie der linken Kieme vollzieht sich parallel im Meere und im Süßwasser. Anfangs erhält die marine Form, *Pleurotomaria*, noch ihr unverändertes Lungenareal zur Wasseratmung bei, im Süßwasser grenzt sich dieses Areal zu einer besonderen Lungenkammer ab bei *Ampullaria*. Die Kieme verlängert sich überall nach hinten in das alte Lungenareal hinein, außer bei *Pleurotomaria* und *Valvata*.

Die Nephridien bilden sich in ähnlicher Weise um wie die Kiemen, indem das eine verloren geht. Die Zwischenformen sind ähnlich, wie die Kiemenlunge von *Pleurotomaria* am reinsten erhalten geblieben im Gleichmaß des Meeres. Bei dem Pulmonatenstamm, der auf dem Lande die Parallelentwicklung durchgemacht haben muß, sind die Zwischenformen verloren gegangen bei der knapperen Ökonomie des Landlebens. Die Untersuchung steht noch aus für das Gros der kleinen Landdeckelschnecken.

Durchweg ist im Wasser, bei dessen größerer Tragkraft, das Spiel der lokomotorischen Wellen in der Gleitsohle verloren gegangen außer bei den zuletzt untergetauchten Nudibranchien. Keine auf das Land zurückgewanderte, bez. bei den Schwingungen der Erde auf das Land zurückversetzte Form hat diese Bewegungsart wieder zu erwerben vermocht.

Bei der Rückwanderung ins Meer ist Diöcie eingetreten, die Zeugungsstoffe wurden, bei der mehr oder minder starken Sessilität in der Brandung, durch Dehiscenz frei ins Wasser entleert, wobei die eine Niere als Ausführgang benutzt wurde. Freie Beweglichkeit führte zu erneuter Begattung und Gewinnung eines Penis, vorausgesetzt, daß er sich nicht in direkter Linie erhalten hat. Denn es scheint nicht ausgeschlossen, daß nur die halbsessilen Formen in der Brandung das Organ verloren haben, während andre, wie die Trochiden, es bewahrten und den abgeleiteten höheren Gruppen übermittelten. Auf dem Lande ist Hermaphroditismus bestehen geblieben, ebenso zum Teil bei unmittelbarer Rückwanderung ins Süßwasser: *Valvata* und Ampullarien (individuell).

Somit nehmen die Urformen meiner Meinung nach als terrestrische Lungenschnecken eine Mittelstellung zwischen *Pleurotomaria* und den heutigen Stylommatophoren ein. Mit ersterer teilten sie die doppelte Niere, den vielfach gegliederten Darm, die Markstränge, das Operculum, mit letzteren die lokomotorischen Wellen, den Spindelmuskel, den Hermaphroditismus, die Lunge.

Die Pulmonaten haben sich in mehr direkter Linie zu ihrer heutigen Höhe entwickelt. Die Vorderkiemer sind umgekehrt im Wasser weiter differenziert. Hier gewannen sie die Diöcie, neue Penes, die Kiemen, das Epipodium.

Wieweit die Rückwanderung unmittelbar ins Süßwasser erfolgte, oder ins Meer, läßt sich schwer entscheiden. Nur im Süßwasser haben ihre Entwicklung vollzogen *Valvata*, *Ampullaria* und vermutlich *Paludina*; *Neritina* ist wahrscheinlich weiter aus dem Süßwasser ins Meer gewandert. Umgekehrt hat das Süßwasser eine Anzahl Formen aus dem Meere zurückerhalten, z. B. *Potamides*, *Hydrobia*, sowie die halolimnischen Tiefenformen des Tanganjika. Ebenso unsicher ist der Weg für viele Rückwanderer aufs Land. Man wird wohl jetzt schon behaupten dürfen, daß alle sog. Landdeckelschnecken einmal untergetaucht waren; aber ob sie aus dem Meere oder aus dem Süßwasser auf das Land zurückversetzt wurden, läßt sich zurzeit für die wenigsten entscheiden. *Littorina*, kann man sagen, ist eben dabei, auf das Land überzugehen — ein unausgesetzt sich wiederholender Prozeß.

Von den Stylommatophoren aus sind zeitig genug die Basommatophoren ins Süßwasser zurückgewandert, sowie die tectibranchiaten Opisthobranchien ins Meer; von ihnen haben sich früh, mit Hilfe ihrer Parapodien im erwachsenen Zustande, die Pteropoden aufs hohe

Meer begeben, oder sind dorthin versetzt worden, und zwar in zwei Kolonnen (Pelseneer).

Alle diese Umbildungen haben sich in Anlehnung an die Pendulation der Erde vollzogen. Die Tiere sind bei ihrer Ausbreitung von einem Schwingpol aus zum andern gewandert. Meist läßt sich bei den alten Formen (Landdeckelschnecken, Basommatophoren, Pleurotomarien, Ampullarien u. a.) nicht mehr entscheiden, in welcher Richtung die Wanderung ging. Die altertümlichsten Formen haben sich an den Schwingpolen erhalten (Clausilien, Pleurotomarien, Basommatophoren, Landdeckelschnecken); da aber für viele Pulmonatengruppen, ja für die meisten, die Herkunft vom Ostpol ziemlich sicher ist, kann man vielleicht die Schöpfung der Schnecken, zum mindesten der meisten Gruppen, auf diesen zurückführen.

Velum und Veliger oder *Trochophora*-Larve sind wohl auf die pulsierende Nackenblase der Pulmonaten zu beziehen, als Anpassung an die marine Lebensweise. Die höchste Ausbildung haben in dieser Hinsicht die longicommissuraten Neotänioglossen erfahren, deren Larven zum Teil von einem Schwingpole zum andern wandern. Immer stärkere Verdrängung aufs hohe Meer hinaus ließ diese Formen im freien Ozean geschlechtsreif werden und schuf, vom Ostpol aus, die Heteropoden.

Die meisten näheren Aufschlüsse geben die Stylommatophoren. Der Umstand, daß der Westpol die meisten langgestreckten Schalen besitzt, legt den Gedanken nahe, daß die Schöpfung anfänglich von ihm ausgegangen sei. Doch läßt sich vorläufig hier keine Klarheit gewinnen. Der Hauptherd für weitere Differenzierung ist zweifellos der Ostpol.

Dessen Feuchtigkeit bedingt bei vielen Formen Zartwerden der Schale und Überwuchern der Mantelränder auf sie hinauf. Das stärkste Beispiel einer normalen, ganz im Mantel eingeschlossenen Schale liefert *Ostracolethe*. Wird dabei die Schale völlig resorbiert, so entsteht die Form mit schalenlosem Eingeweidebruchsack, die ersten Nudibranchien oder Hedyliden (*Hedyle* und *Acochlidium*), am Ostpol im Süßwasser, in kleinen Formen bis zum Schwarzen Meer ausgestrahlt.

Ostracolethe zeigt andrerseits den Weg, wie durch Herabdrücken des Bruchsacks in den Fuß, also echte Nacktschneckenbildung, die stylommatophoren Janelliden entstehen. Sie reichen schon weiter als *Ostracolethe*, bis Neuseeland, d. h. bis zu den alten Grenzen des Südostkontinents. Auch sie sind im Wasser untergetaucht und haben

im Meere die Aeolidier, vielleicht die Hauptmasse der Cladohepatiker ergeben.

Ein andrer alter Nacktschneckenzweig von den Stylommatophoren aus betrifft die Vaginulidengruppe; hier ist das Prinzip der Gleitsohle zu seiner höchsten Differenzierung gelangt in den Soleolae. Den ältesten Typ dieser Gruppe bilden die Rathouisiiden, und deren Verbreitung zeigt, daß sie in entgegengesetzter Schwingungsphase der Erde entstanden als die Janelliden. Die Vaginuliden haben sich auch weiter ausgebreitet und endlich im Westpolgebiet eine besondere Gruppe mit den größten Formen erzeugt, die Phyllocaulier. In Westafrika unter dem Schwingungskreis ist *Vaginulopsis* abgezweigt. Untertauchen der Rathouisiiden oder Atopiden scheint die porostomen Phyllidiiden, eine Nudibranchiengruppe des Ostpols, erzeugt zu haben, das der Vaginuliden die Oncidiiden.

Die einzige Stylommatophorenform mit medianer Lage des Afters ist *Apera* unter dem Schwingungskreis in Südafrika. Vielleicht schuf das Untertauchen dieses Zweiges die Dorididen.

Damit sind vorläufig die noch sehr unklaren phylogenetischen Beziehungen der Nudibranchien erschöpft.

Während der Westpol reicher an langgestreckten felsenbewohnenden Stylommatophoren ist, treffen wir am feuchteren Ostpol mehr Nacktschneckenbildung. Doch fehlt es auch nicht, außer den erwähnten Vaginuliden an Gruppen, die beiden Polen gemeinsam sind. Als ältester dieser Zweige muß wohl *Philomycus* gelten, und zwar muß er in alter geologischer Epoche von einem Pol zum andern gewandert sein, ohne daß von den schalenlosen Schnecken Reste erhalten bleiben konnten. Die jetzigen Nachkommen haben Identitätsstellung angenommen, von den Polen aus nach Nordosten. In Asien geht die Kette von Borneo über Java und Celebes bis zum Amur, teils auf den Inseln, teils auf dem Festlande, in Amerika sind es die östlichen Vereinigten Staaten von Georgia und Carolina bis Canada, die die entsprechenden Arten beherbergen. In Asien läßt sich eine morphologisch immer weiter differenzierte Reihe von Java bis Japan verfolgen (die chinesischen Arten fehlen mir).

Die andre, mit den Philomyciden nächstverwandte, beiden Gebieten gemeinsame Familie sind die Arioniden. Sie sind von den Polen aus nach Westen hin entwickelt, und zwar so, daß hier offenbar die Halbnacktschnecken mit noch weit offenem Mantelloch die Wanderung von einem Pol zum andern ausführten und aus ihnen zwei parallele Reihen entstanden, die voneinander nach allen

Gattungen vollkommen getrennt sind. Die Halbnacktschnecken sind in Nordamerika noch erhalten, auf den Antillen und weiter nordwestlich in zwei Gattungen, im Osten scheinen diese Vorfahren bereits erloschen. In Amerika leben die betreffenden Genera, *Prophysaon*, *Ariolimax*, *Hesperarion* usw. von Californien bis hinauf nach Columbien; vom Ostpol ist ein Zweig nach Nordwesten gegangen, *Anadenus* und in Europa die eigentlichen Arioniden s. s., die im Westen des Erdteils am stärksten entwickelt sind, der andre Zweig ging wohl nach Südwesten, die meisten Glieder der Kette versanken im Indic, das letzte und am meisten abweichende hat sich in Südafrika erhalten: *Oopelta*.

Anfänge der Halbnacktschneckenbildung haben wir am stärksten im Ostpol, *Macrochlamys*, die vitrinenähnlichen u. dgl., sie sind nach Europa als Vitrinen gekommen; die nordamerikanischen *Vitrinozonites* scheinen sich durch eine Schwanzdrüse zu unterscheiden und in besonderer Reihe entwickelt zu haben. Hier herrscht noch keine Klarheit, wohl aber etwas mehr bei den Halbnacktschnecken des Ostpols, *Parmarion*, *Microparmarion*, *Damayantia*, *Parmacochlea*, *Girasia*, *Austenia* u. a. Sie haben sich auf dem Wege nach Westen immer mehr zu Nacktschnecken umgebildet, als älteste *Parmacella*, von ihr aus von Zentralasien nach Europa die massenhaften Limaciden mit vielen Gattungen und Arten, von Indien aus über Lemurien nach Afrika die Urocycliden. Diese Formen zeigen den Einfluß der Feuchtigkeit, die den Anfang zu ihrer Bildung gab, am allerschärfsten auf den Gebirgen, sobald sie bis in die Höhe reichlicher Elevationsregen sich erhoben, so der Kilimandscharo mit den Arten von *Trichotoxon* u. verw., und als eins der jüngsten Gebirge der Kaukasus mit vielen Spezialformen, darunter zahlreichen aus der Parmacellenwurzel entwickelten nackten Raublungenschnecken, in ähnlicher, doch schwächerer Einwirkung die Alpen.

Ich mag nicht über das Gebiet hinausgehen, das ich ganz beherrsche. Die Gehäuseschnecken bilden jedenfalls keinen Einwurf gegen die Schwingpoltheorie, wenn auch gerade hier noch viel Unklarheiten bestehen, weil die anatomische Untersuchung mit der Schalenkenntnis nicht überall auf gleicher Höhe steht. Eine Reihe von Tatsachen, wonach die Vertreter einer Gruppe sich um den Ost- und Westpol parallel anordnen unter Übergehung von Afrika ließe sich bereits anführen. Andrerseits ist bekannt, wie sehr man hier mit Konvergenzerscheinungen zu rechnen hat. Keine von allen scheint so häufig wiederholt zu sein, als die, welche die Form des

ursprünglichen *Prorhipidoglossum* wiederholt, welche somit das Prinzip, nach dem die Schnecken entstanden, am klarsten zum Ausdruck bringt, die Form der Napfschnecke. Auf dem Lande ist sie am seltensten, in Ostpolnähe: *Camptonyx* von Ostindien, an Felsen haftend; verbreiteter wird sie im Süßwasser: die Ancyliden; sie wird am häufigsten in den oberen Teilen der Litoralzone: *Siphonaria*, die Docoglossen, die Fissurelliden, die Capuliden. Überall zeigt sie die Bedeutung des Schutzes. Nur im Meere haben wir sie, bei der größeren Freiheit, die hier der tierischen Form erlaubt ist, auch außerhalb der Felsen: Umbrelliden und Tiefsee-Docoglossen. Das einzige *Docoglossum* aber, das über die Flutgrenze hinausgeht, ist *Acmaea fluviatilis* vom Ostpol.

Leipzig-Gautzsch, im November 1903.

Zitierte Schriften.

1. E. André, Organes de défense tégumentaire de Hyalinia. Revue suisse zool. VIII. 1900.
2. —— Note sur une Limnée de la faune profonde du lac Leman. Journ. of malac. VIII. 1901.
3. R. Bergh, Die Nudibranchiata holohepatica porostomata. Verhandl. zool.-bot. Ges. Wien. 1892.
4. —— Die Hedyliden, eine Familie der kladohepatischen Nudibranchien. Ibid. 1894.
5. E. Bouvier, Observations sur les Gastéropodes opisthobranches de la famille des Actaeonidés. Bull. soc. philom. Paris (8). V. 1893.
6. E. Bouvier et H. Fischer, Observations nouvelles sur l'organisation des Pleurotomaires. Compt. rend. ac. sc. Paris. CXXXII. 1901.
7. W. E. Collinge, Description of some new species of slugs collected by Mr. H. Fruhstorfer. Journ. malac. VIII. 1901.
8. —— Note on the anatomy of Apera burnupi E. A. Smith. Ibid. VIII. 1901.
9. —— Contributions to a knowledge of the Mollusca of Borneo. Ibid. X. 1903.
10. P. Fischer, Manuel de Conchyliologie.
11. J. Guiart, Contributions à l'étude des Gastéropodes opisthobranches etc. Lille 1901.
12. K. Hescheler, Über die Gattung Pleurotomaria. Biol. Centralbl. XXI. 1901.
13. W. Kobelt, Die Verbreitung der Tierwelt. 1902.
14. A. Kowalevsky, Les Hedylidés. Etude anatomique. Mém. ac. imp. St. Pétersbourg (8). XII. 1901.

15. A. Locard, Sur l'aire de dispersion de la faune malacologique des grands fonds de l'océan Atlantique boréal. Compt. rend. ac. sc. Paris. CXXVI. 1898.
16. J. Meisenheimer, Entwicklungsgeschichte von Limax maximus L. Diese Zeitschr. LXII u. LXIII. 1896 u. 1898.
17. Meyer u. Moebius, Fauna der Kieler Bucht.
18. J. Moore, On the zoological evidence for the connection of lake Tanganyika with the sea. Proc. R. soc. London. LXII. 1898.
19. P. Pelseneer, L'hermaphroditisme chez les Mollusques. Arch. de biol. XIV. 1895.
20. —— Recherches sur divers Opisthobranches. Mém. cour. ac. r. Belgique. LIII. 1894.
21. H. Pilsbry, Phylogeny of Arionidae. Proc. malac. soc. London. III. 1898.
22. —— The Genesis of Mid-Pacific Faunae. Proceed. acad. nat. sc. Philadelphia. 1900.
23. L. Plate, Beiträge zur Anatomie und Systematik der Janelliden. Zool. Jahrb. Morphologie. XI. 1898.
24. —— Studien über opisthopneumone Lungenschnecken. II. Die Oncidiiden. Ibid. XII. 1899.
25. —— Mittheilungen über zoologische Studien an der chilenischen Küste. Über Chilina dombeyana Orb. Sitzungsber. Berl. Akad. 1894.
26. —— Die Anatomie und Phylogenie der Chitonen. Zool. Jahrb. 1887, 1899 u. 1901.
27. P. u. F. Sarasin, Materialien zur Naturgeschichte der Insel Celebes. I. 1898.
28. R. Scharff, Some remarks on the Atlantis Problem. Proc. Irish Ac. XXIV. 1903.
29. H. Simroth, Über die Bewegung und das Bewegungsorgan des Cyclostoma elegans. Diese Zeitschr. XXXVI. 1881.
30. —— Zur Kenntnis der Azorenfauna. Arch. f. Naturgesch. 1888.
31. —— Einige Bemerkungen über die Neurobranchier, insbesondere Pomatias tessellatus. Zool. Anz. VIII. 1885.
32. —— Über einige Parmarion-Arten. Max Weber: Zool. Ergebnisse einer Reise in niederländisch Ostindien.
33. —— Über die Gattungen Parmacochlea, Parmarion u. Microparmarion. Zool. Jahrb. Abth. System. XI. 1898.
34. —— Die Entstehung der Landtiere.
35. —— Über eine merkwürdige neue Gattung der Stylommatophoren. Zool. Anz. XXV. 1901.
36. —— Über einige kürzlich beschriebene neue Nacktschnecken, ein Wort zur Aufklärung systematischer Verwirrung. Ibid. 1902.
37. —— Die Nacktschneckenfauna des Russischen Reichs. Petersburg 1901.
38. —— Über die wahre Bedeutung der Erde in der Biologie. Ostwalds Ann. d. Philos. I. 1902.
39. —— Das natürliche System der Erde. Ber. der Versamml. d. D. Zool. Ges. 1902.
40. —— Über Gebiete kontinuierlichen Lebens und die Entstehung der Gastropoden. Biol. Centralbl. 1902.
41. —— Über Philomyciden und Arioniden. Sitzungsber. Naturf. Ges. Leipzig 1902.

42. TÄUBER, Beiträge zur Morphologie der Stylommatophoren. Ann. Mus. Zool. St. Petersburg. 1900.
43. J. THIELE, Die systematische Stellung der Solenogastren und die Phylogenie der Mollusken. Diese Zeitschr. LXXII. 1902.
44. N. WAGNER, Die Wirbellosen des Weißen Meeres.

Erklärung der Abbildungen.

Bedeutung der Buchstaben:

at, Atrium genitale;
bc, Buccalganglien;
c, Konkremente an den Intestinalgefäßen (Speicherniere);
cer, Cerebralganglien;
d, Darm;
ei, Eiweißdrüse;
ep, Epiphallus;
fl, Flagellum, epiphallusartig;
g, Gang zwischen Spermoviduct und Atrium genitale (sekundärer Samenleiter? Muskel?);
l, Leber;
m, Muskeln des Samenfilters;
ms, Schnittlinie, in welcher der Mantel abgetragen ist;
od, Oviduct;
ospd, Spermoviduct;
p, Penis;
ped, Pedalganglien;
rp, Penisretractor;
s, Vertiefung, in der die Kalkschale lag;
sch, Samenfilter;
sp, Speicheldrüsen;
sz, Schalenzipfel;
t_1, Ommatophor;
t_2, kleiner Fühler;
t_3, Lippenfühler;
vd, Vas deferens;
ves, Vesicula seminalis (Drüse?);
vis, Visceralganglien;
zd, Zwitterdrüse;
zg, Zwittergang.

Tafel XXXII.

Fig. 1. *Ostracolethe Fruhstorferi* Srth. Vergr. 3 : 2.

Fig. 2. Dieselbe, stärker vergrößert, von links. Nach Wegnahme von Schale und Mantel.

Fig. 3. Vorderende derselben, von oben.

Fig. 4. Vorderende derselben, von rechts.

Fig. 5. Teil derselben, von links.

Fig. 6. Mittlerer Teil der Schnauze, von oben. Vergrößert.

Fig. 7. Schnauze von vorn, mit dem Kiefer.

Fig. 8. Kalkiger Teil der Schale, links von oben, rechts von unten. Vergr. 13 : 5.

Fig. 9. Hinterer Teil der Conchinschale, in der Mitte eingerissen.

Fig. 10. Hinterende derselben, vergrößert.

Fig. 11. Kiefer von vorn, vergrößert.

Fig. 12. Rechte Hälfte vom Hinterende der Radula, darüber drei Zahnreihen etwas deutlicher.

Fig. 13. Zähne aus einer Reihe, links von der Mitte, einer von der Seite, rechts vom Rande.

Fig. 14. Vorderende des Vormagens, mit den Speicheldrüsen.

Fig. 15. Columellarmuskel, in der Mitte die Bündel für den Pharynx, seitlich die für die Fühler.

Fig. 15*a*. Der rechte Fühlermuskel mit seinen Zweigen.

Fig. 16. Der Schlundring von oben.

Fig. 16*a*. Derselbe von rechts.

Fig. 16*b*. Derselbe von links.

Fig. 17. Proximale Hälfte der Geschlechtswerkzeuge.

Fig. 17*a*. Teil derselben, mit genauerer Ansicht des Zwittergangs.

Fig. 18. Die Geschlechtswerkzeuge (ohne Zwitterdrüse).

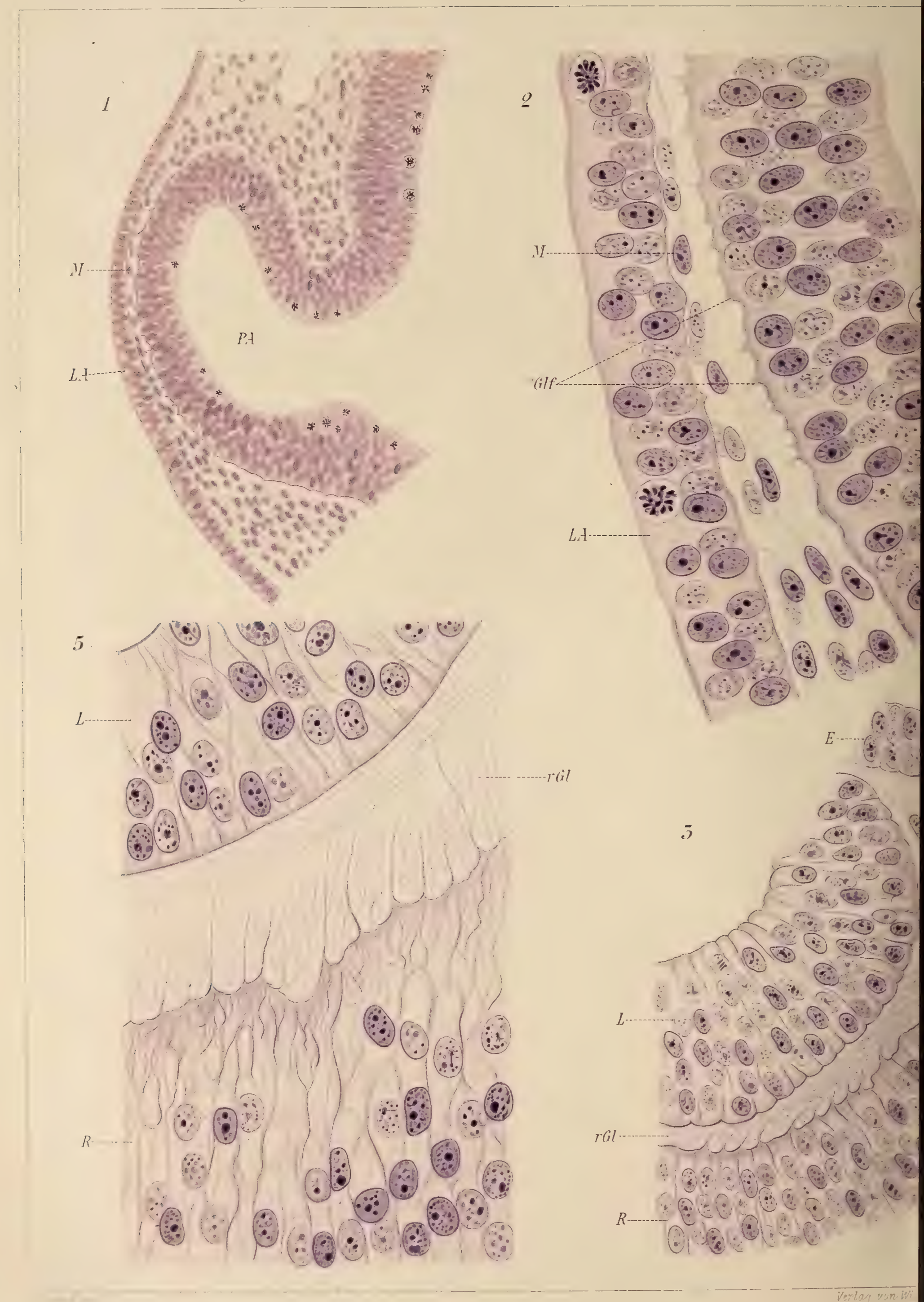
Fig. 19. Dieselben in andrer Ansicht der Endwege, ohne Samenfilter.

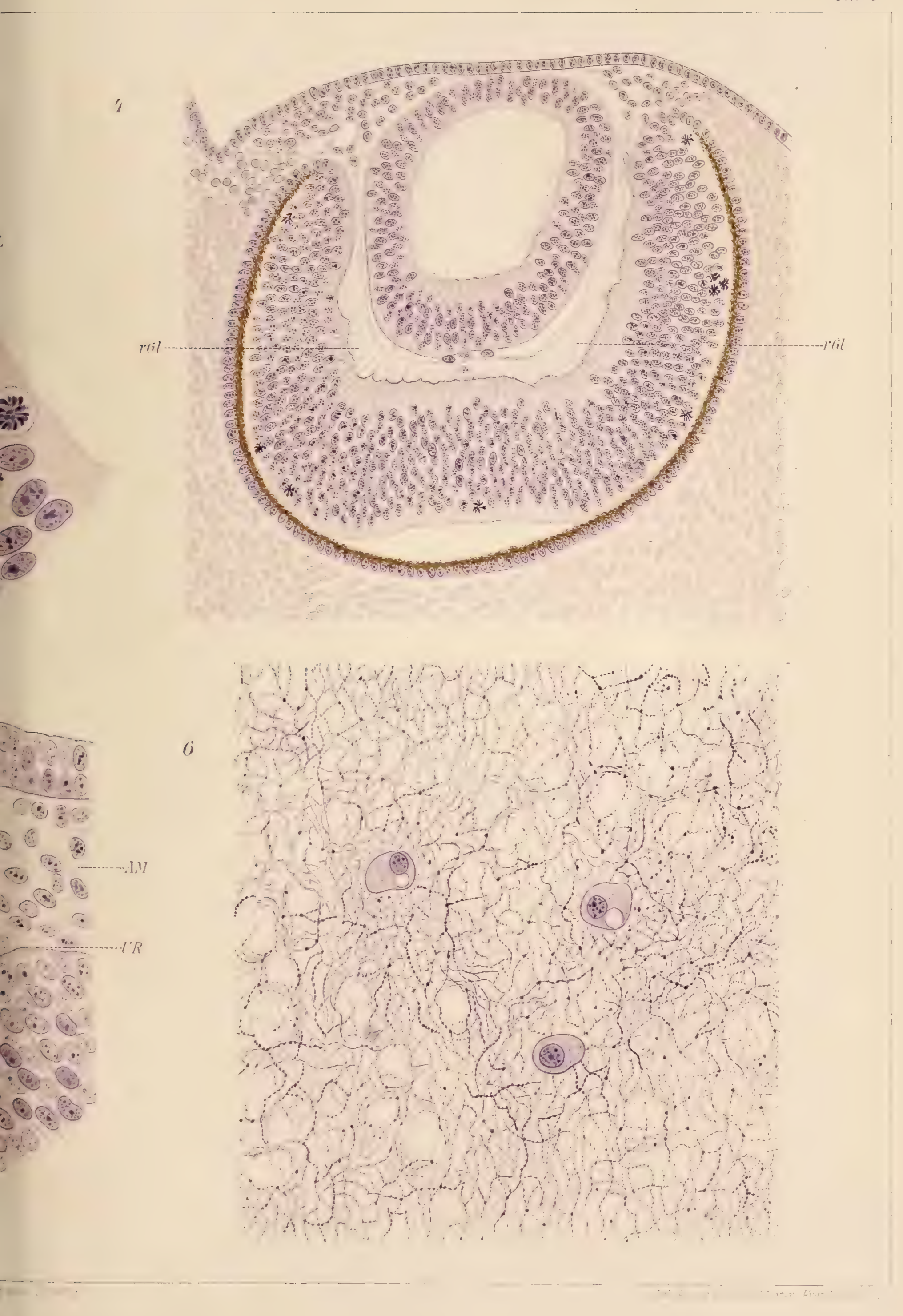
Fig. 20. Die Endwege, weiter auseinandergelegt.

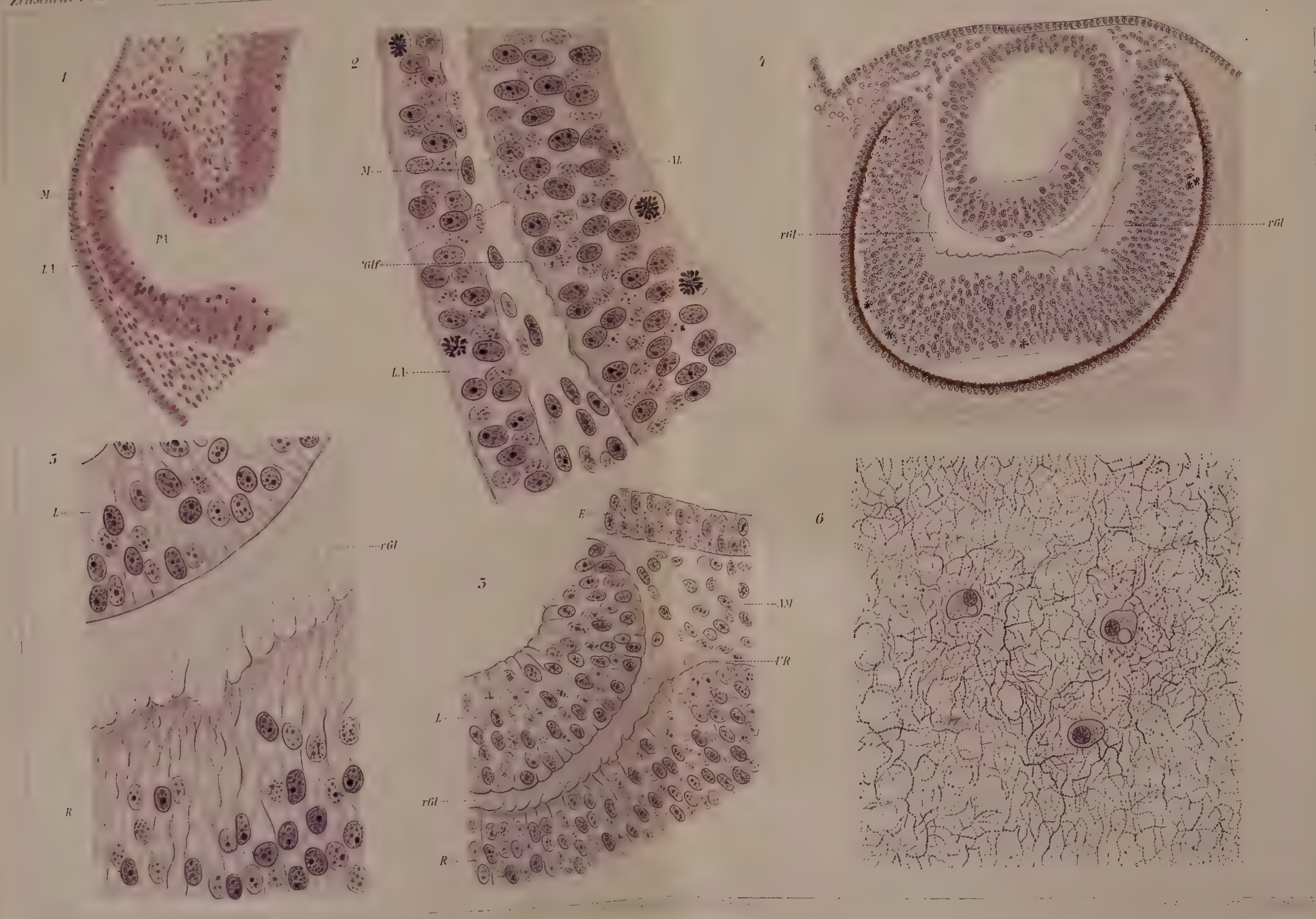
Fig. 21. Das Receptaculum seminis, stärker vergrößert.

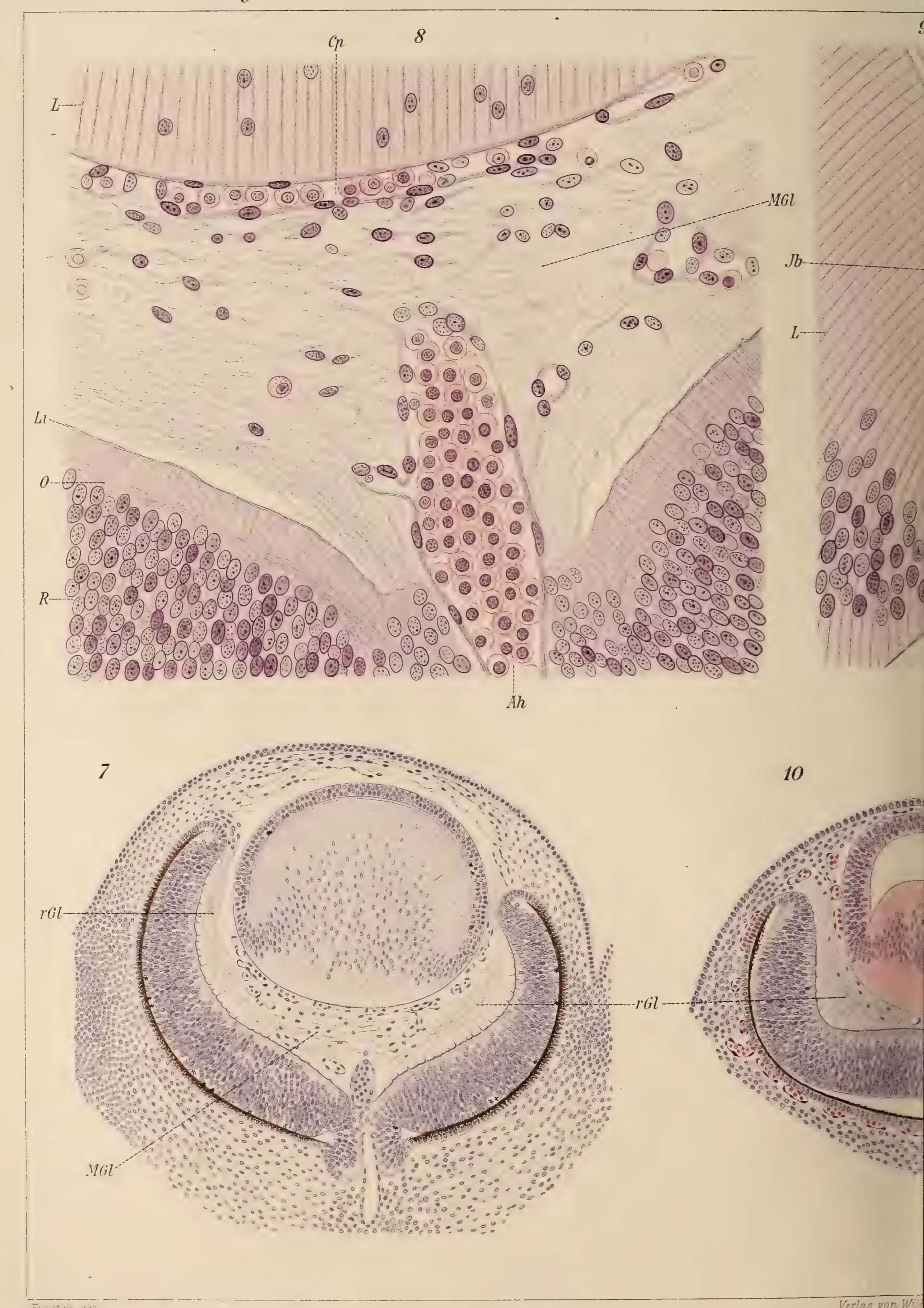
Fig. 22. Das Samenfilter, vergrößert. *sch*, die kleinste der knopfförmigen Bildungen, wohl der Anfang, mit spiraliger Muskelanordnung.

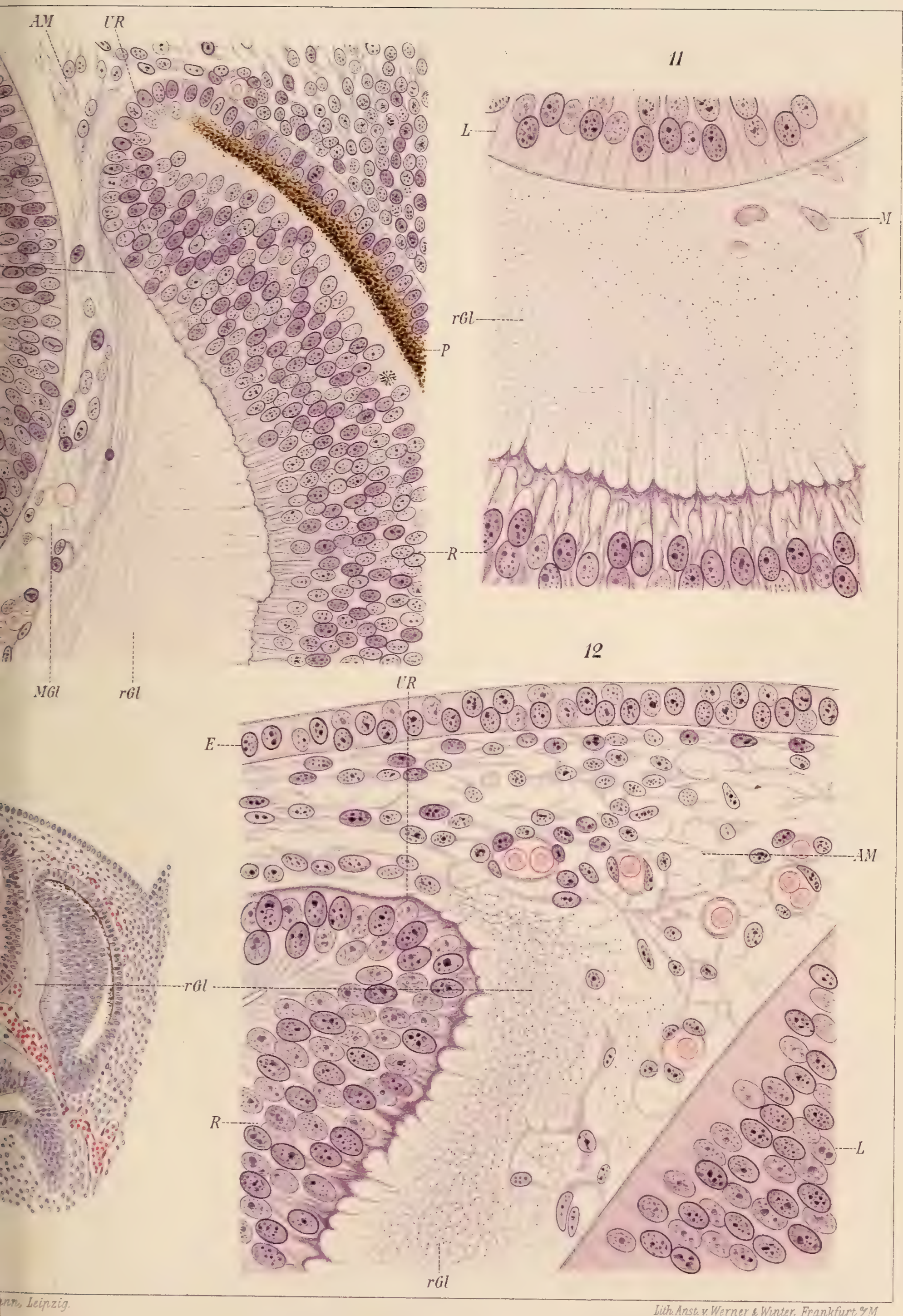
Druck von Breitkopf & Härtel in Leipzig.


1
M
LA
PA
2
M
Glf
LA
5
L
rGl
R
E
5
L
rGl
R

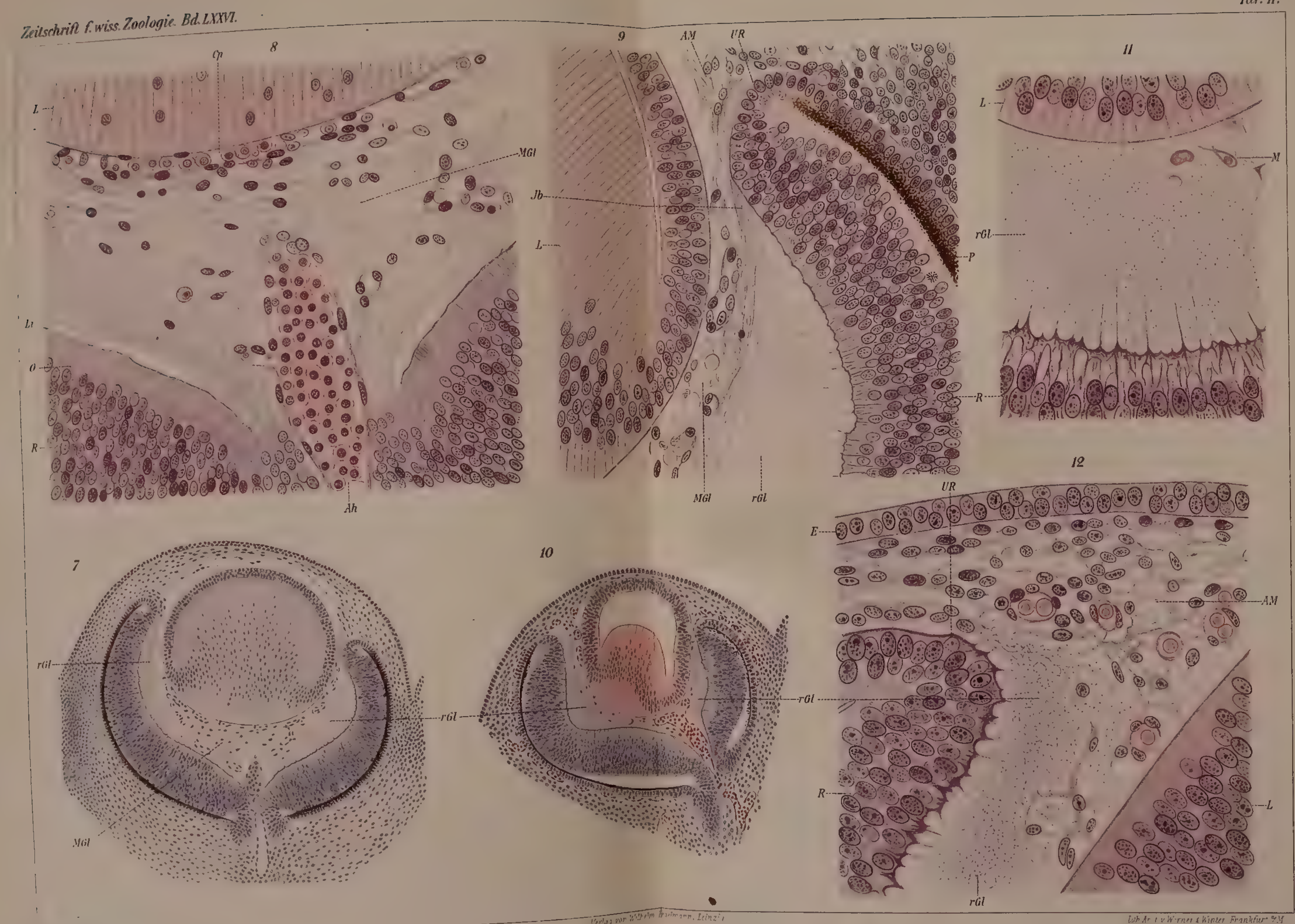

4
rGl
rGl
6
AM
UR

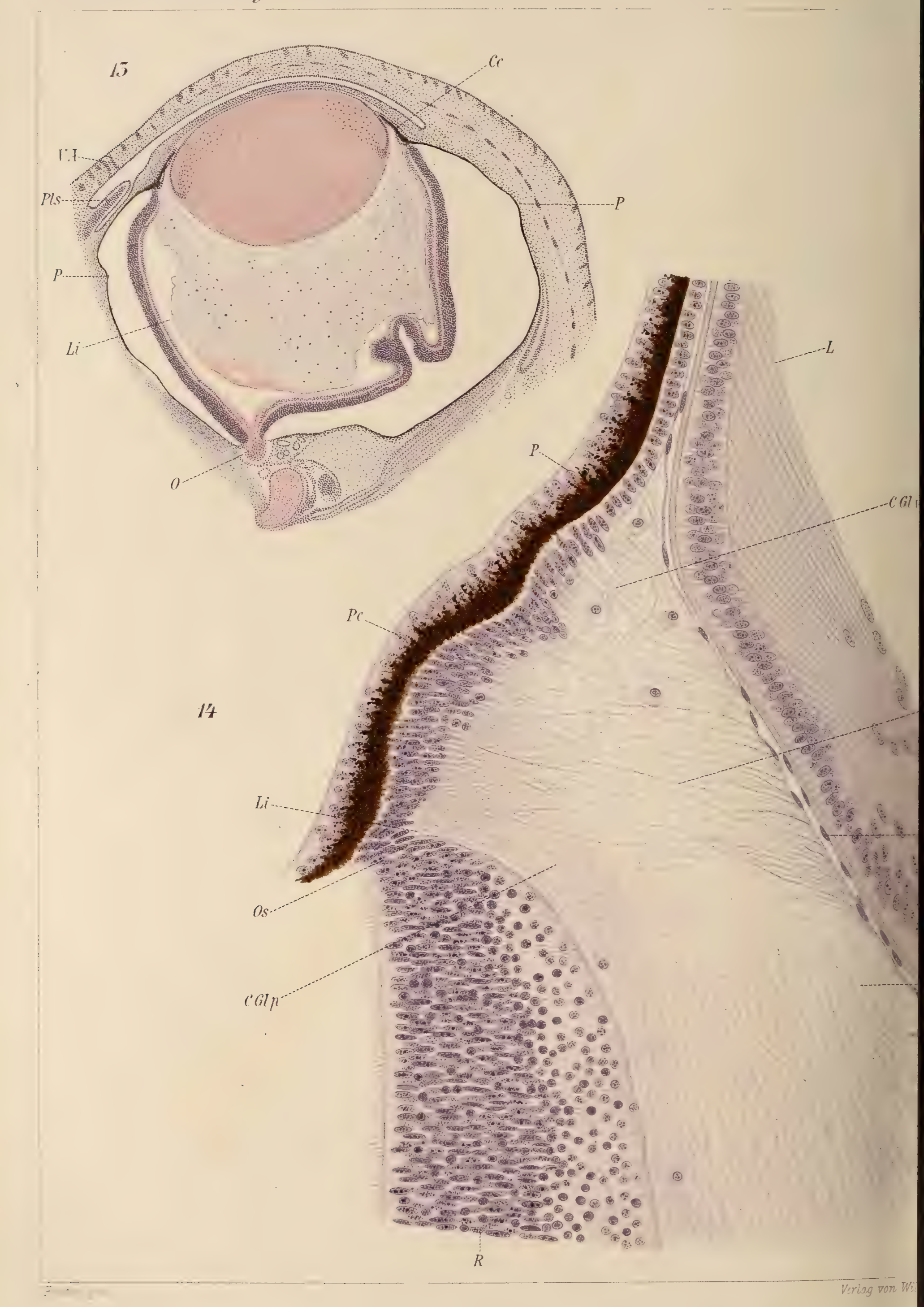

1
M
PV
LV
2
M
ML
Glf
LV
4
rGl
rGl
3
L
rGl
R
5
E
AM
VR
L
rGl
R
6

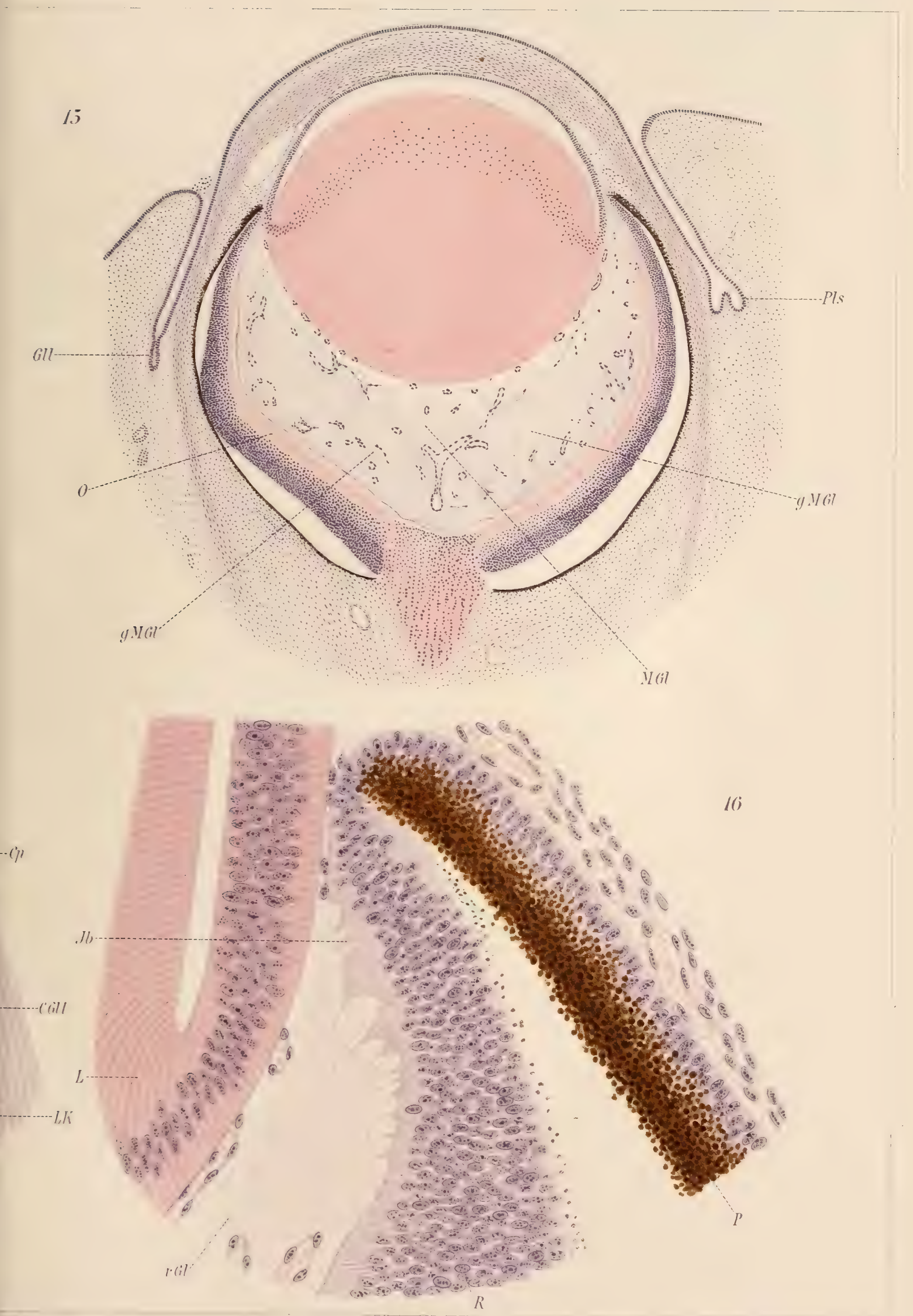

8
Cp
L
MGl
Jb
L
Li
O
R
Ah
7
10
rGl
rGl
MGl

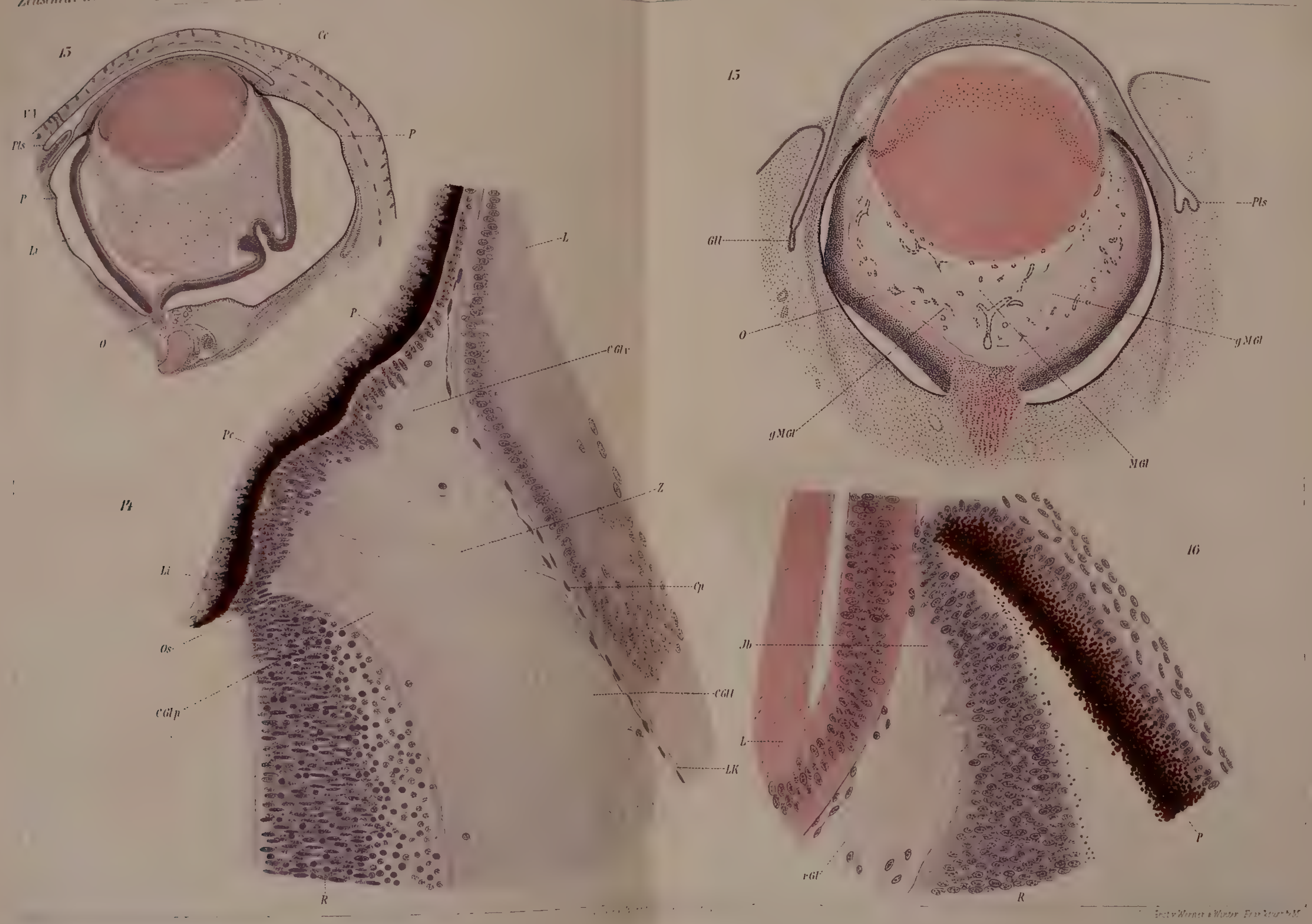


...nn, Leipzig.
Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.


8
Cp
L
MGl
Li
O
R
Ah
9
AM
UR
Jb
L
P
R
MGl
rGl
11
L
M
rGl
R
12
UR
E
AM
rGl
R
L
rGl
7
rGl
rGl
MGl
10

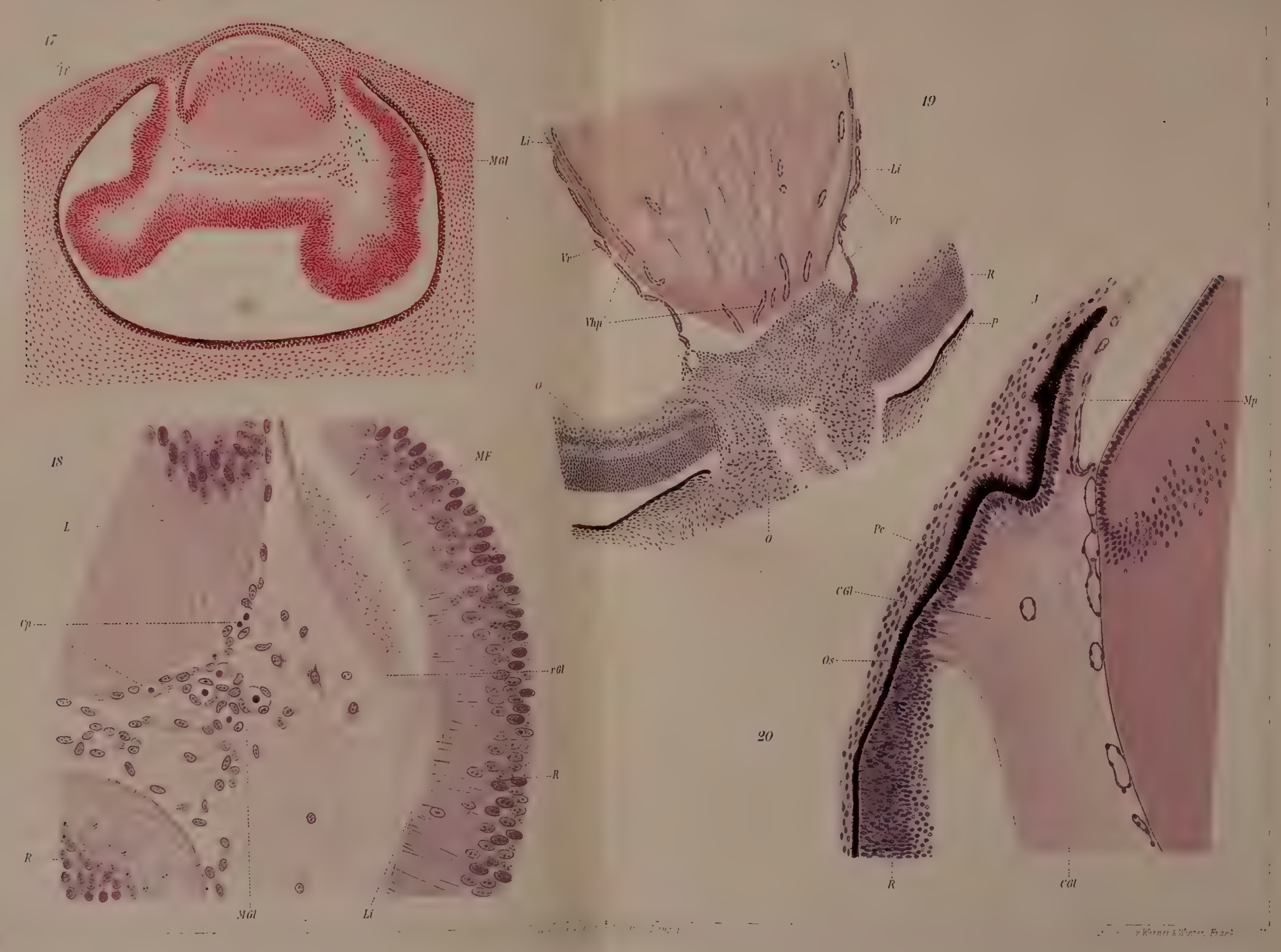

13
Cc
VI
Pls
P
P
Li
O
14
L
P
C Gl v
Pc
Li
Os
C Gl p
R

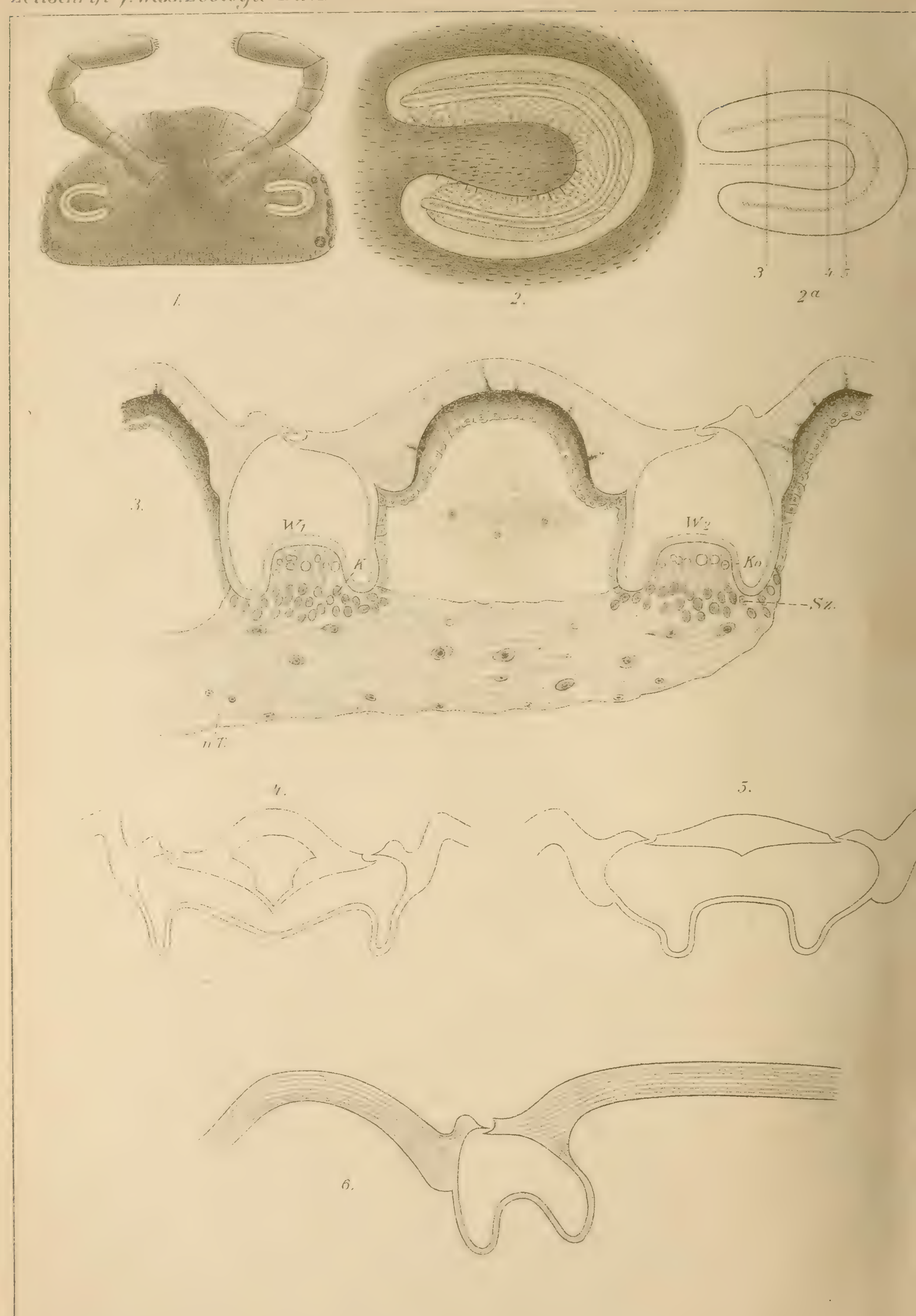

15
Pls
Gll
O
g MGl
g MGl'
MGl
16
Cp
Jb
CGll
L
LK
P
rGl'
R


13
Cc
P
Pls
P
Li
O
L
CGlv
P
Pc
14
Z
Li
Cp
Os
CGlp
CGlt
LK
R
15
Gll
Pls
O
gMGl
gMGl
MGl
16
Jb
L
P
R


17
Lf
MGl
Li
Vr
O
18
MF
L
Cp
rGl
R
R
MGl
Li

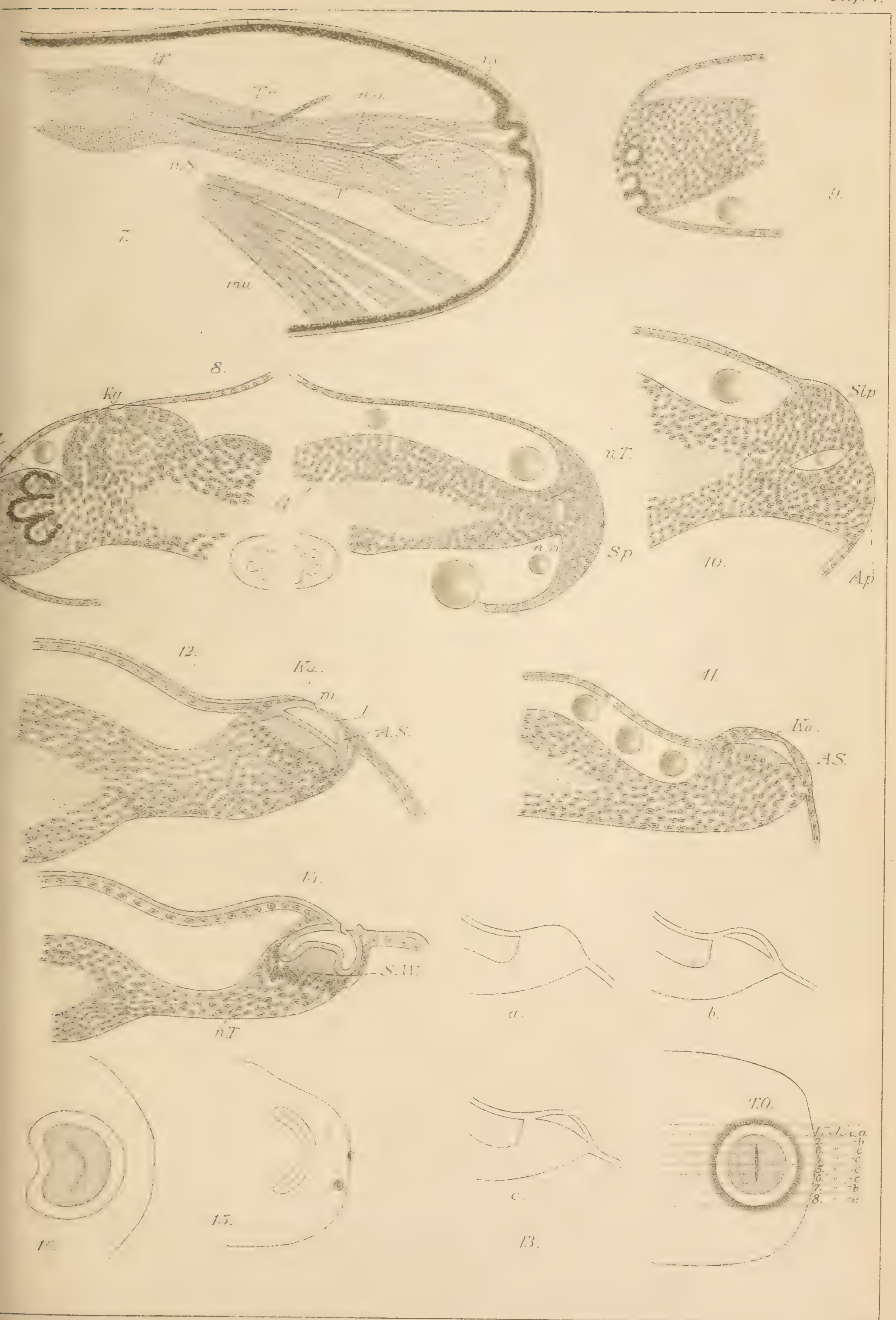

19
Li
Vr
R
P
O
J
Mp
Pc
CGl
Os
20
R
CGl

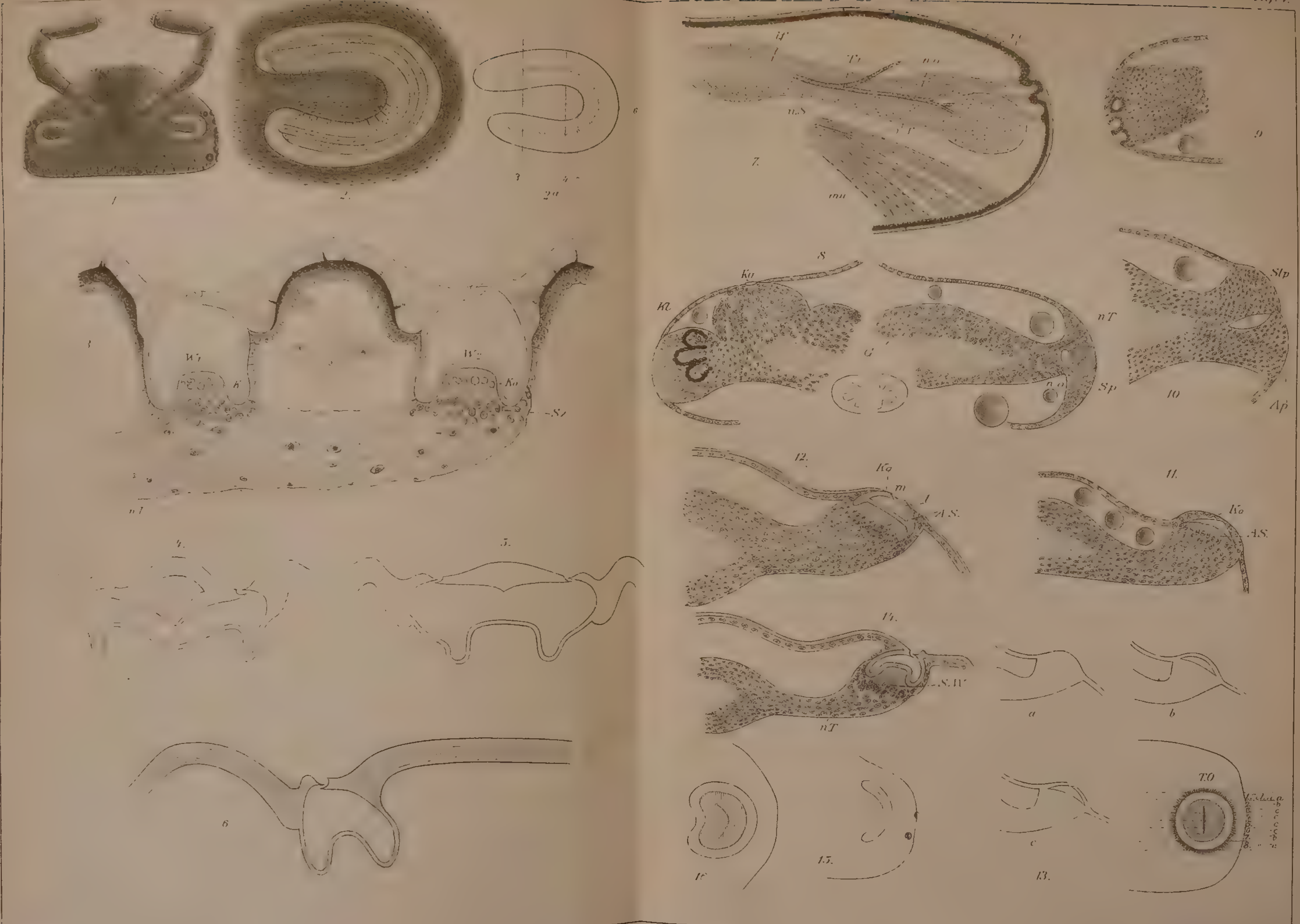

17
MGl
18
L
Cp
R
MGl
Li
MF
rGl
R
19
Li
Li
Vr
Vr
Vhp
R
P
O
O
20
J
Mp
Pc
CGl
Os
R
CGl

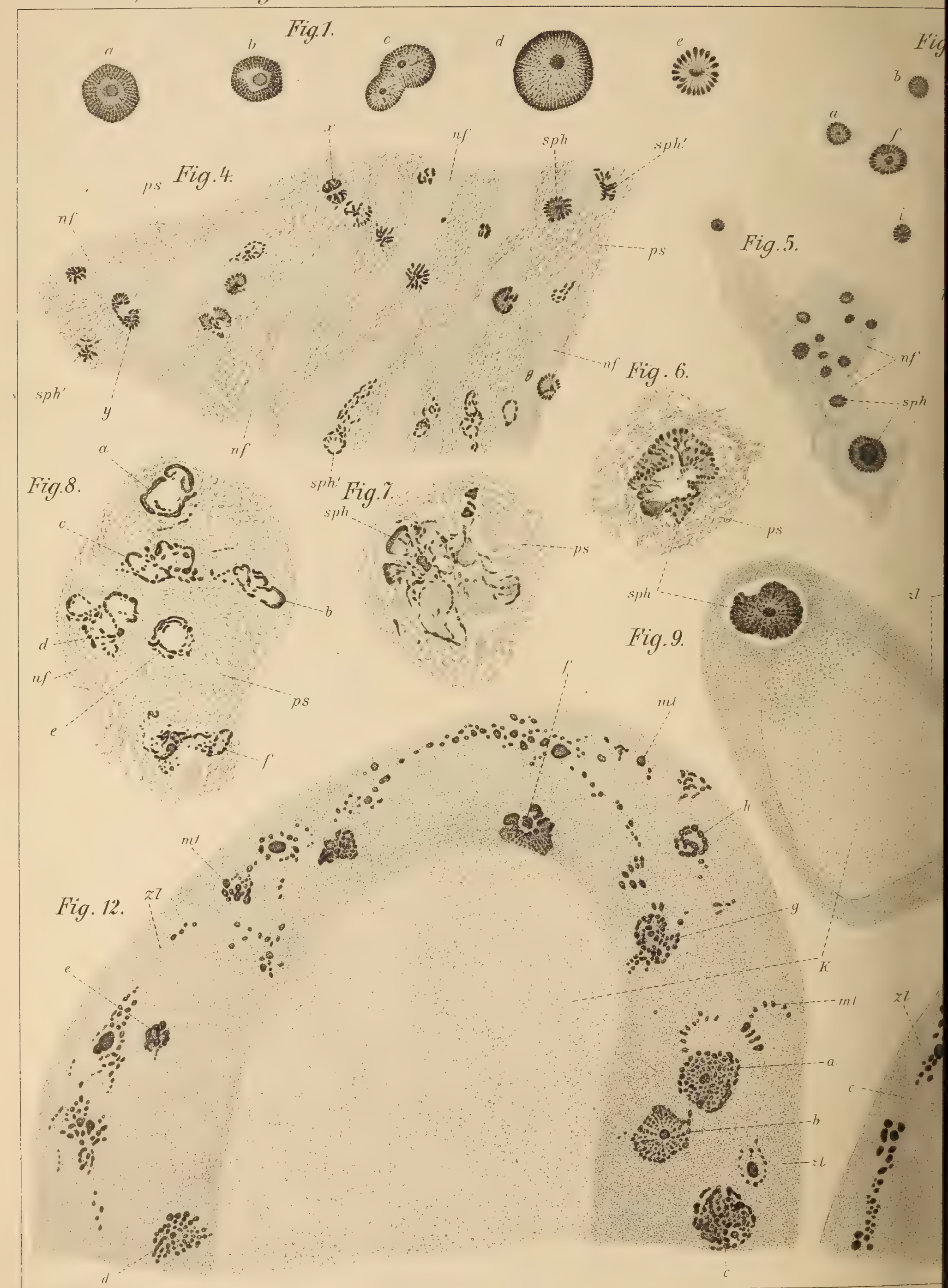


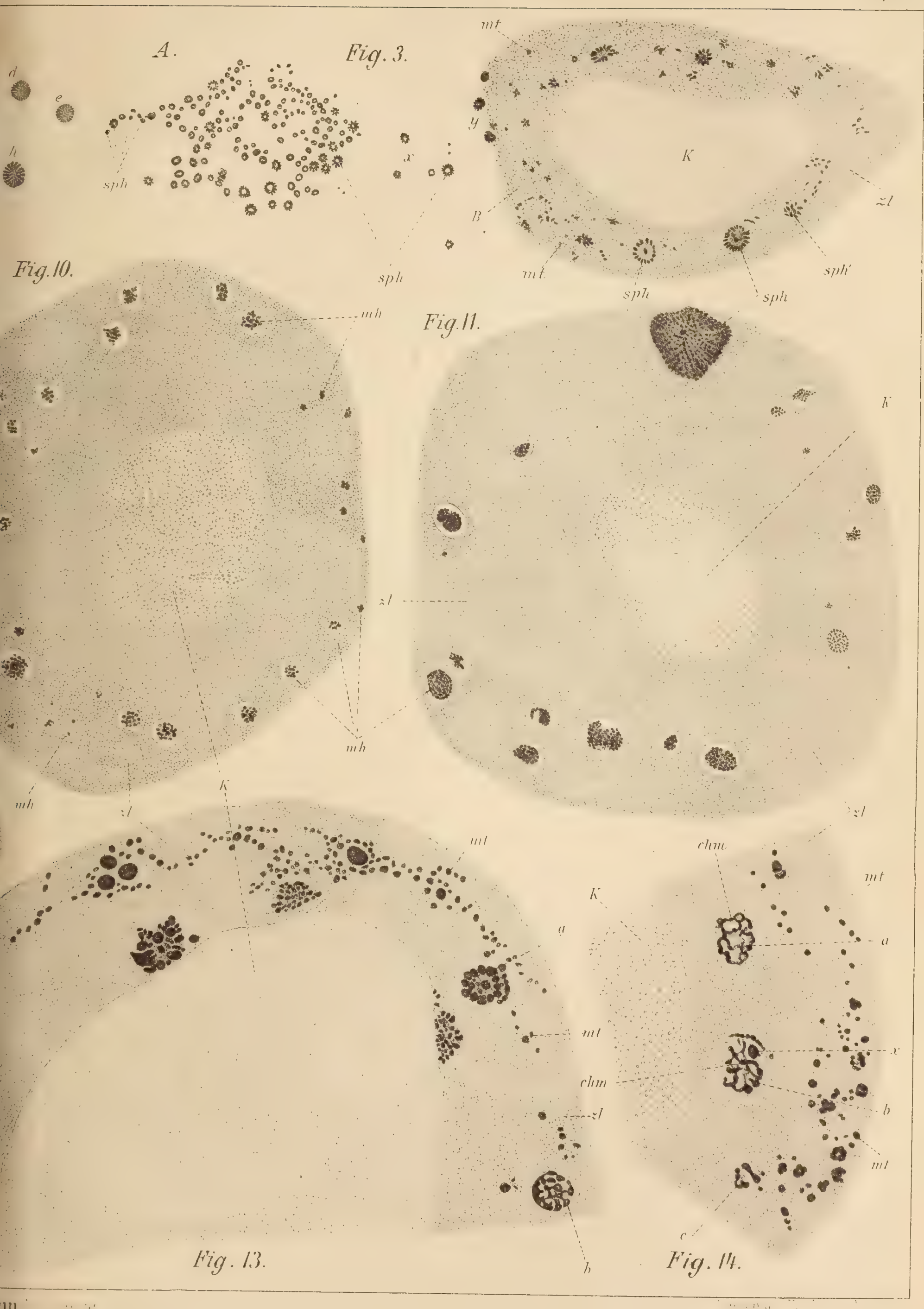
C. Hennings gez.

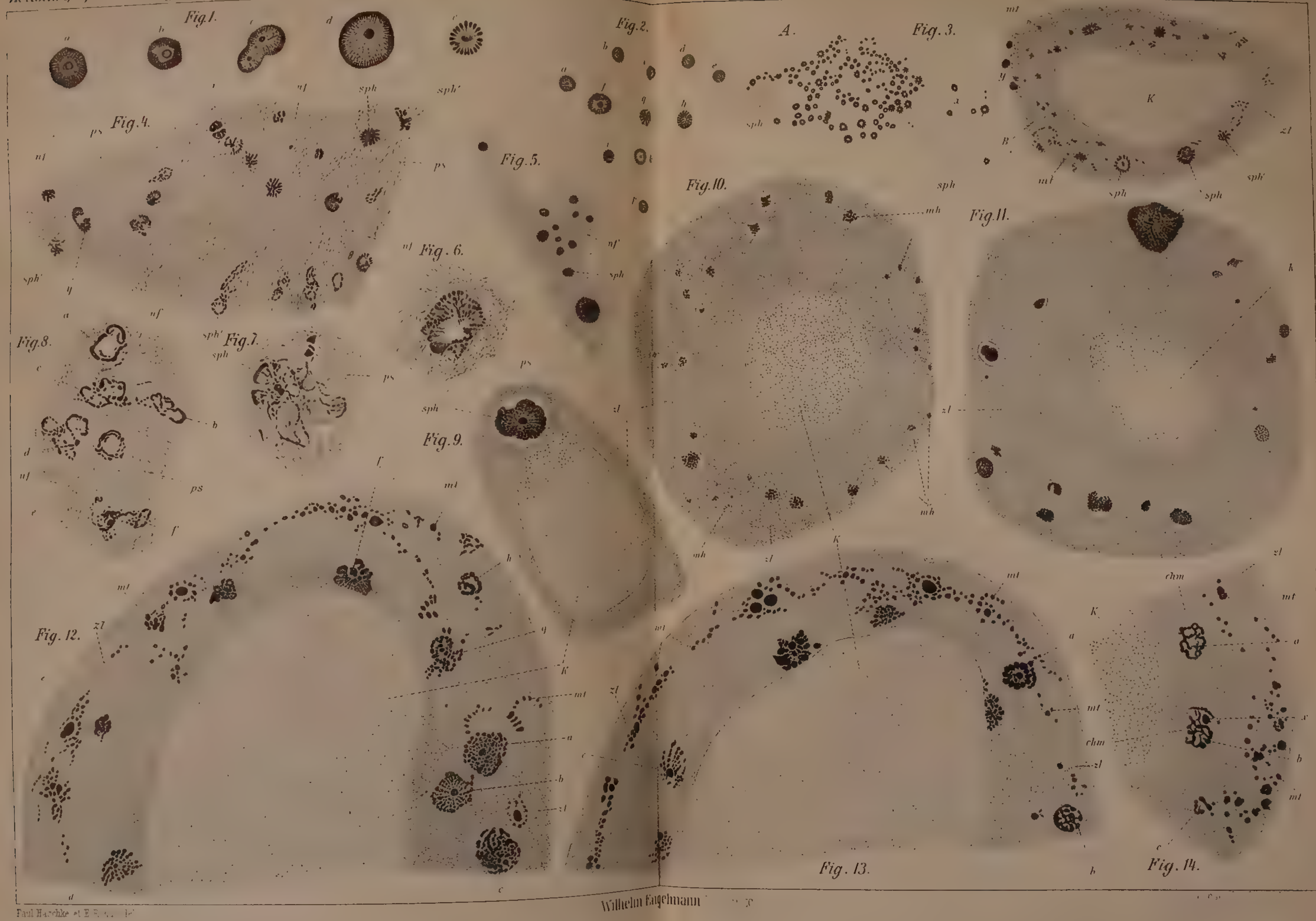
Wilheln


7.
8.
9.
10.
11.
12.
13.
14.
15.
Kg
n.T.
Sp
Slp
Ap
Ka.
A.S.
S.W.
T.O.
a.
b.
c.
mu




Fig. 1.
a
b
c
d
e
Fig. 4.
ps
nf
x
nf
sph
sph'
ps
sph'
y
nf
nf
sph'
Fig. 5.
nf'
sph
Fig. 6.
ps
sph
Fig. 7.
sph
ps
Fig. 8.
a
c
b
d
nf
ps
e
f
Fig. 9.
zl
f
mt
h
mt
Fig. 12.
zl
g
K
e
mt
a
b
zl
c
c
d


A.
Fig. 3.
Fig. 10.
Fig. 11.
Fig. 13.
Fig. 14.
d
e
h
sph
x
sph
mt
y
K
B
mt
sph
sph
sph'
zl
mh
K
zl
mh
mh
zl
K
zl
mt
a
mt
zl
b
chm
mt
K
a
chm
x
b
mt
c


Fig. 1.
Fig. 2.
A.
Fig. 3.
Fig. 4.
Fig. 5.
Fig. 6.
Fig. 7.
Fig. 8.
Fig. 9.
Fig. 10.
Fig. 11.
Fig. 12.
Fig. 13.
Fig. 14.
sph
sph'
ps
nf
mt
zl
mh
chm
K

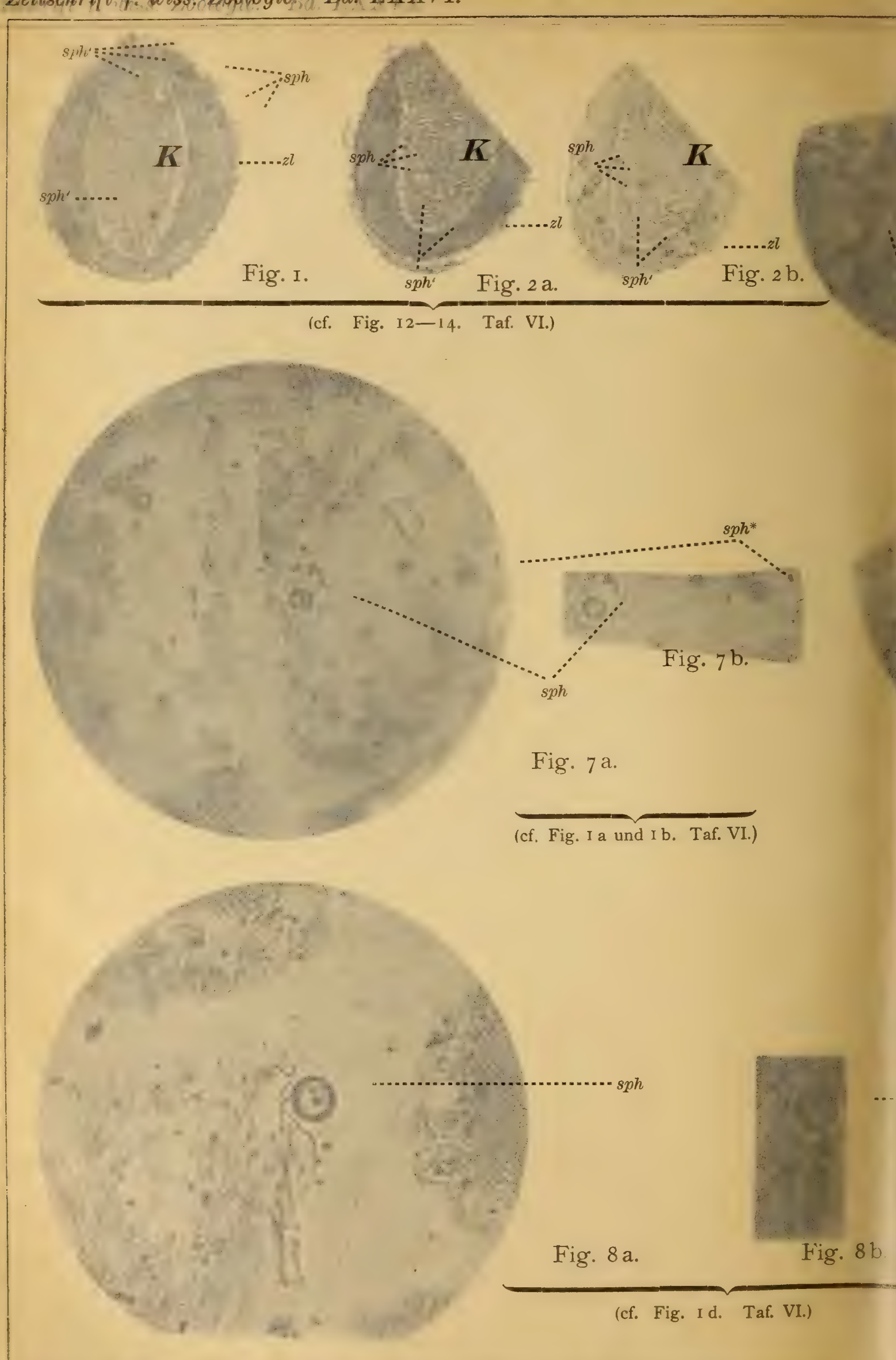


Fig. 1. Fig. 2a. Fig. 2b.
(cf. Fig. 12—14. Taf. VI.)

Fig. 7b.
Fig. 7a.
(cf. Fig. 1a und 1b. Taf. VI.)

Fig. 8a. Fig. 8b
(cf. Fig. 1d. Taf. VI.)

E. Rohde phot.

Verlag von W

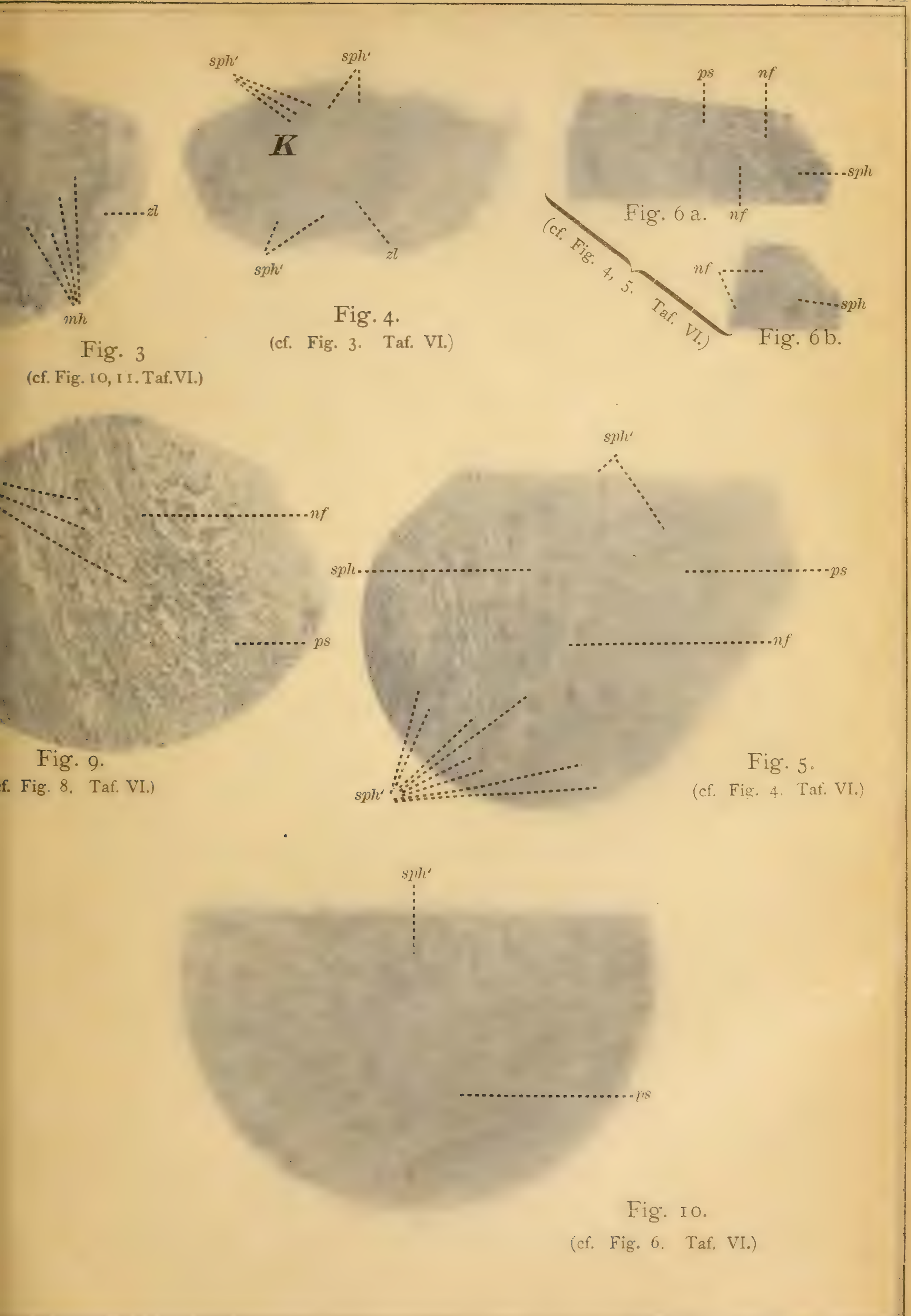


Fig. 3
(cf. Fig. 10, 11. Taf. VI.)

Fig. 4.
(cf. Fig. 3. Taf. VI.)

Fig. 6 a.

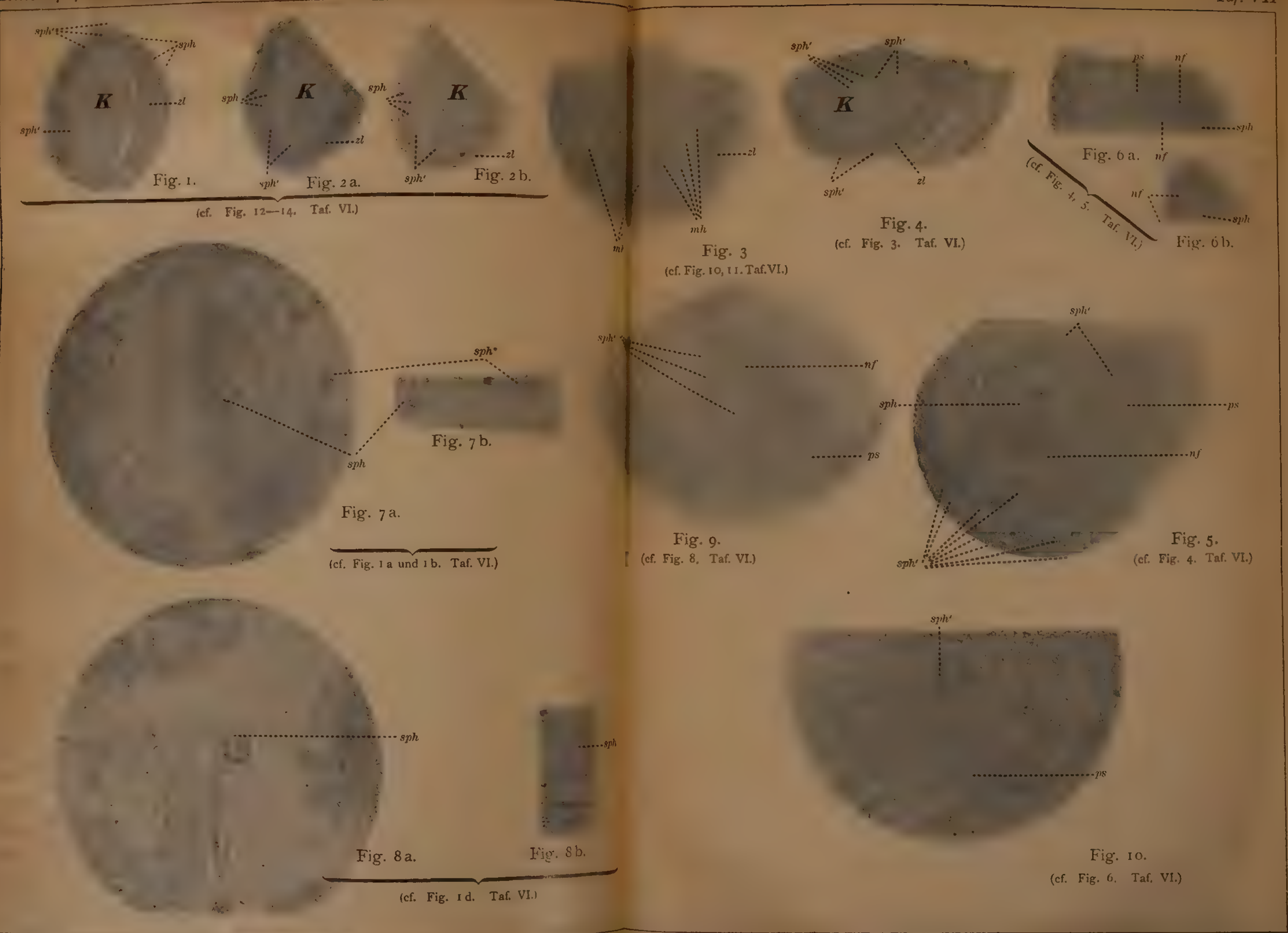
Fig. 6 b.

Fig. 9.
(cf. Fig. 8. Taf. VI.)

Fig. 5.
(cf. Fig. 4. Taf. VI.)

Fig. 10.
(cf. Fig. 6. Taf. VI.)

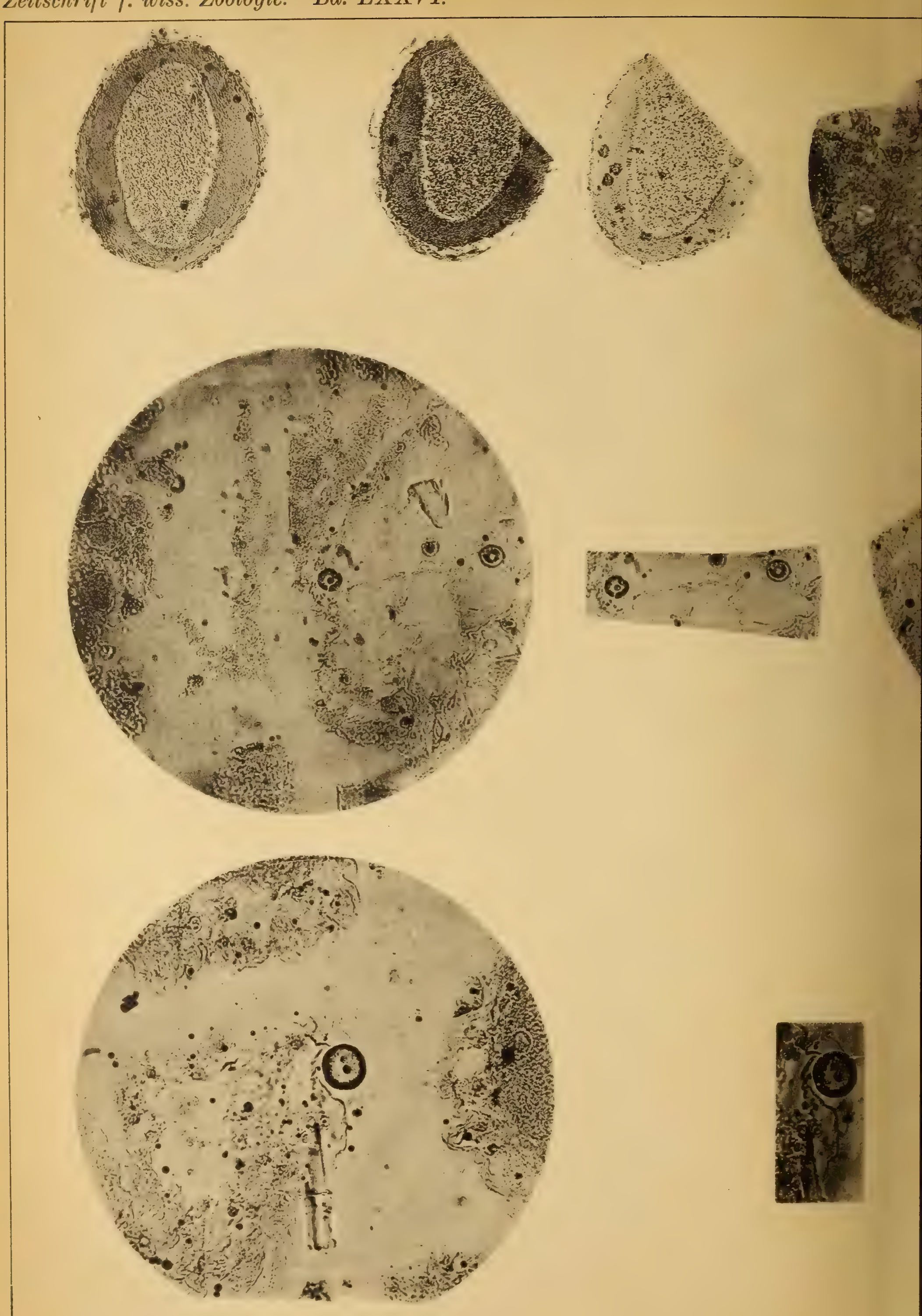
Lichtdruck von C. G. Röder, Leipzig.
…mann in Leipzig.



E. Rohde phot.

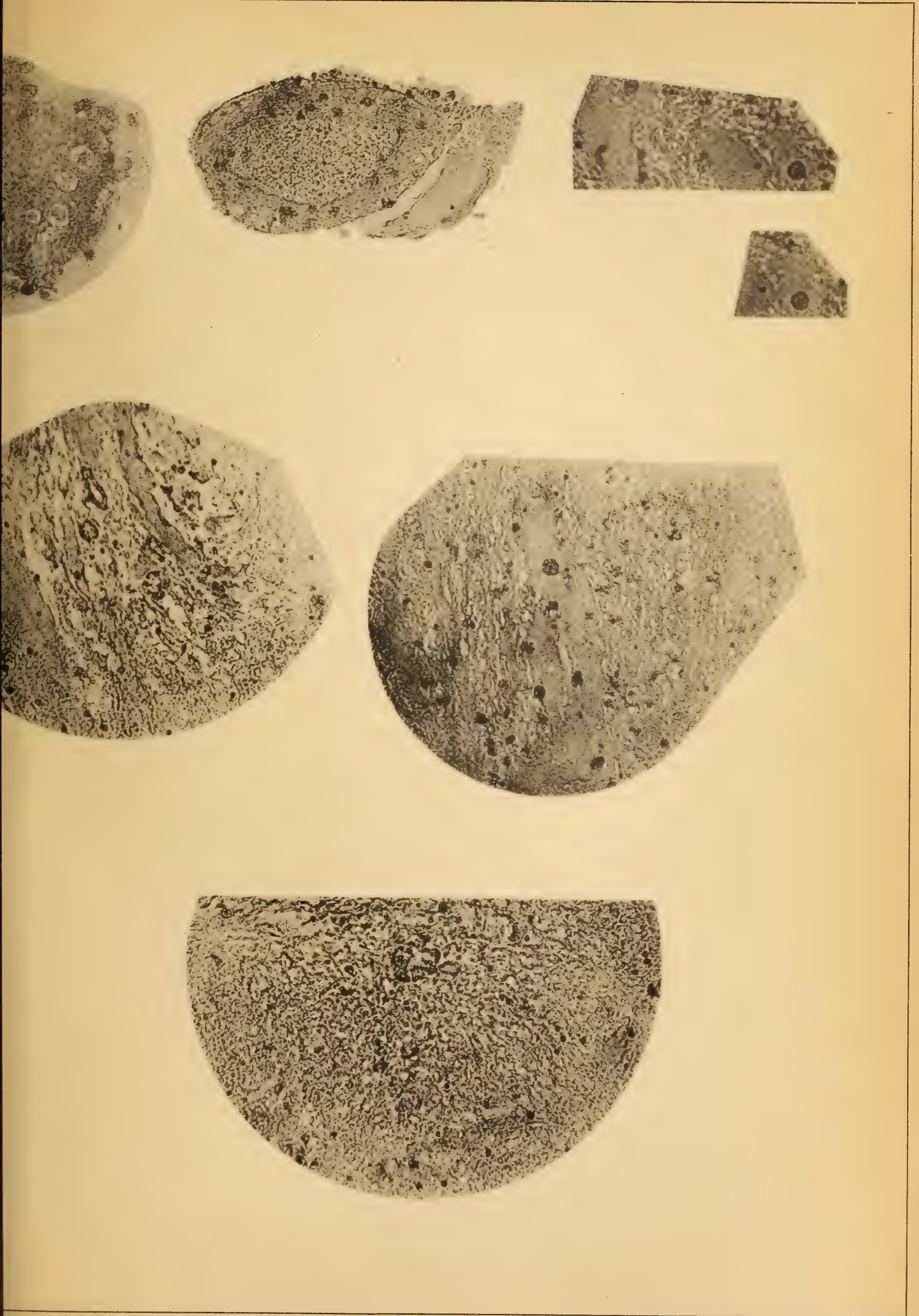
Lichtdruck von C. G. Röder, Leipzig.

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.



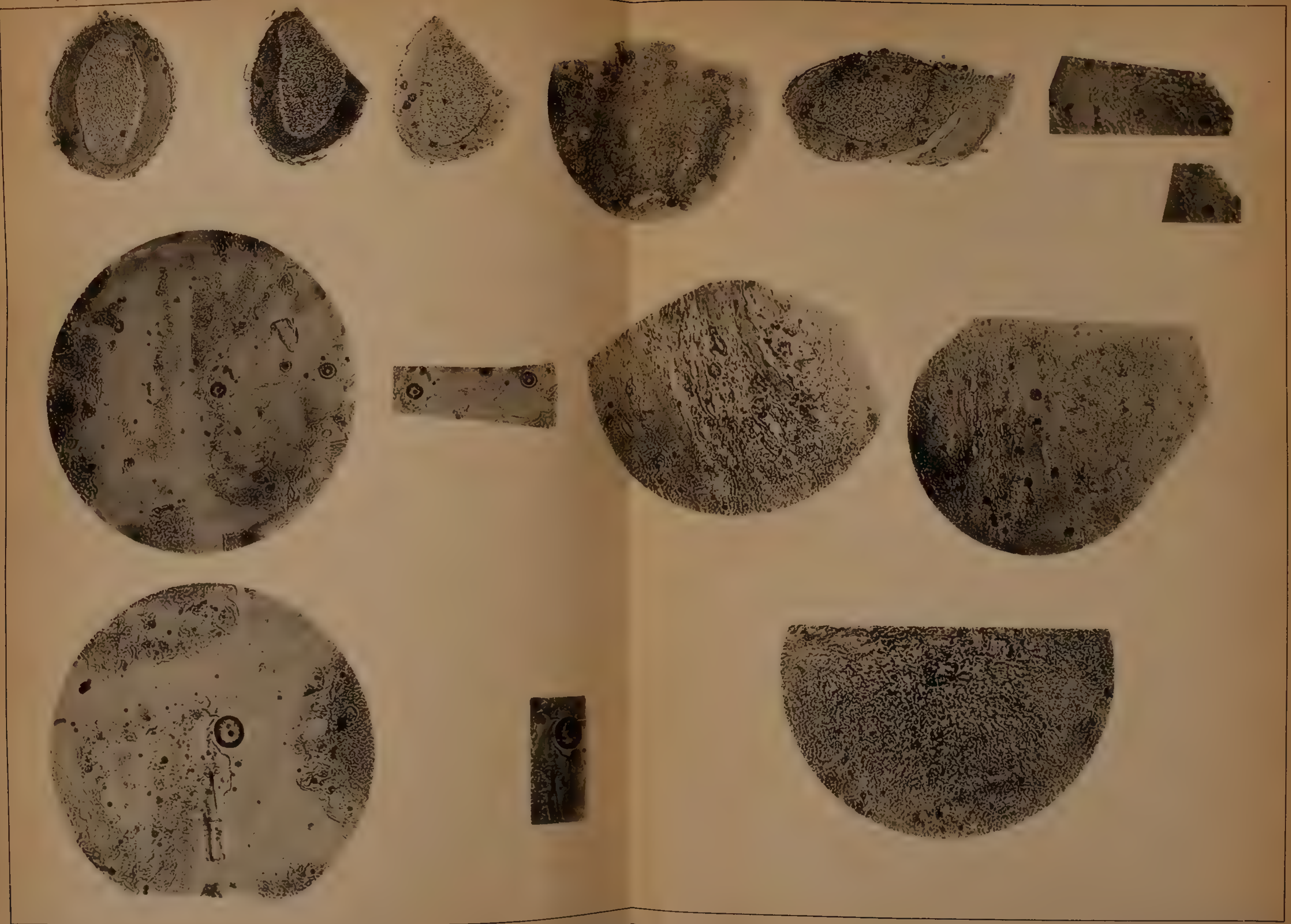
E. Rohde phot.

Verlag von **Wilhel**



mann in Leipzig.

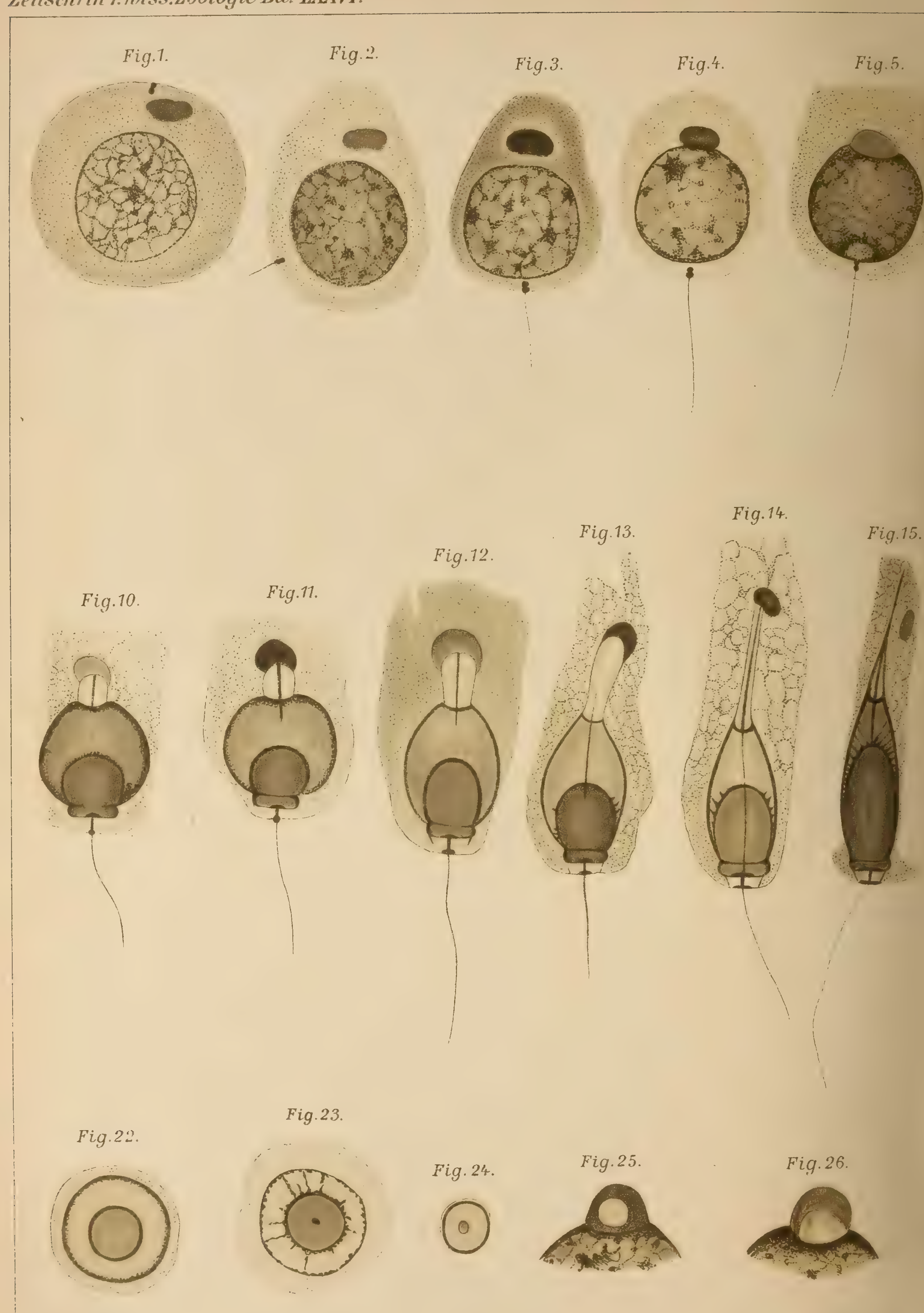
Lichtdruck von C. G. Röder, Leipzig.



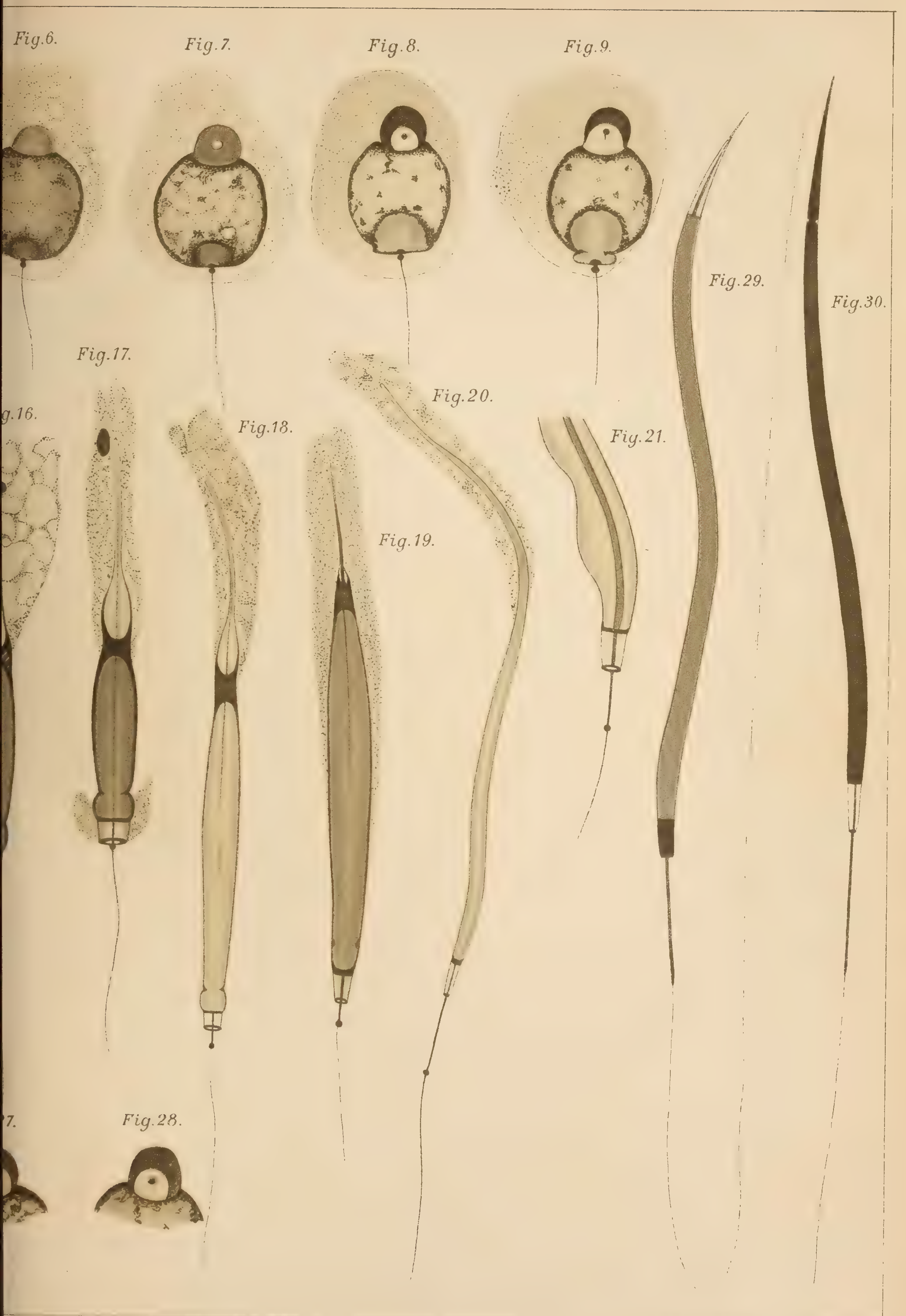
E. Rohde phot.

Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig.

Lichtdruck von C. G. Röder, Leipzig.



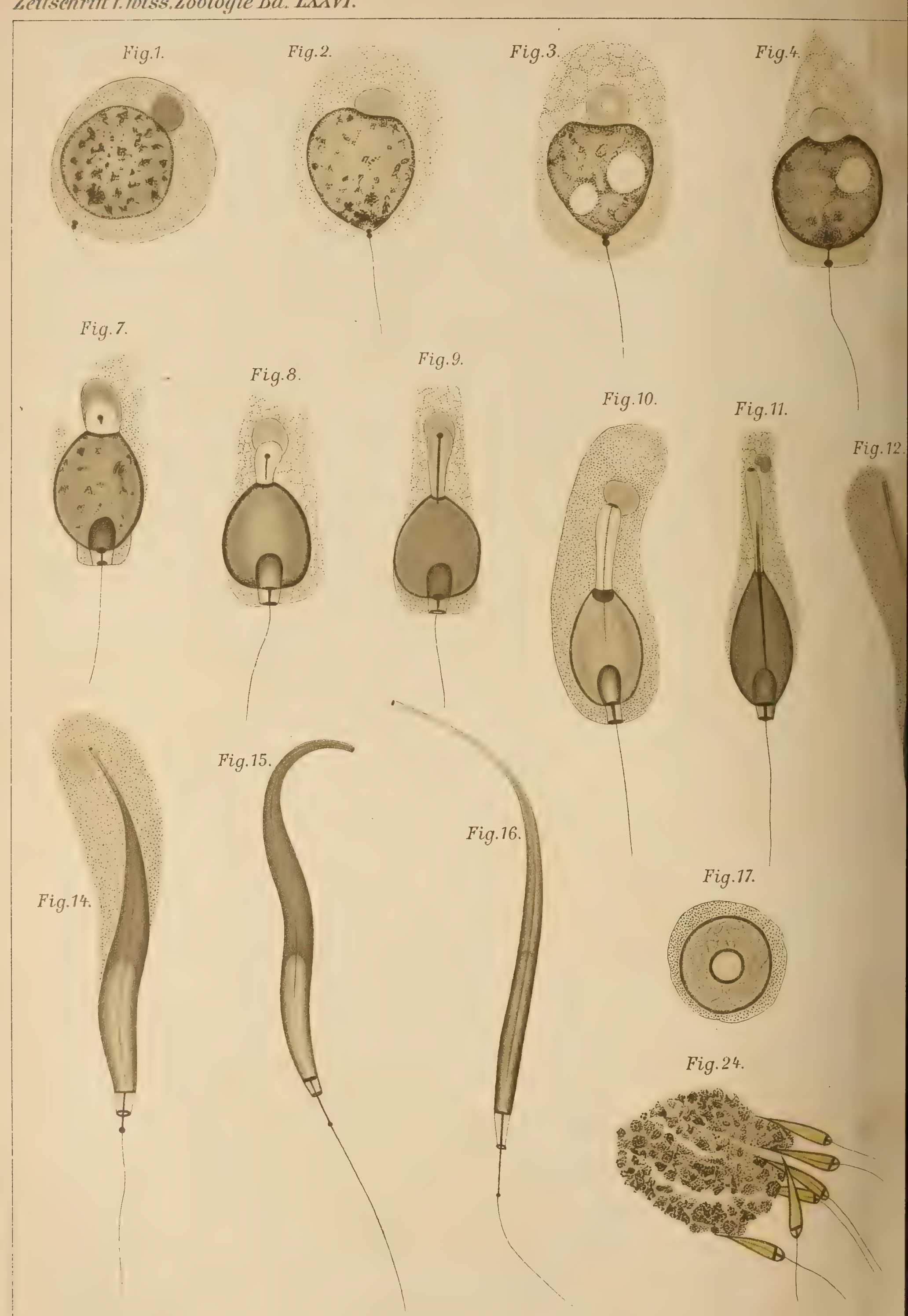
C. Thesing gez.



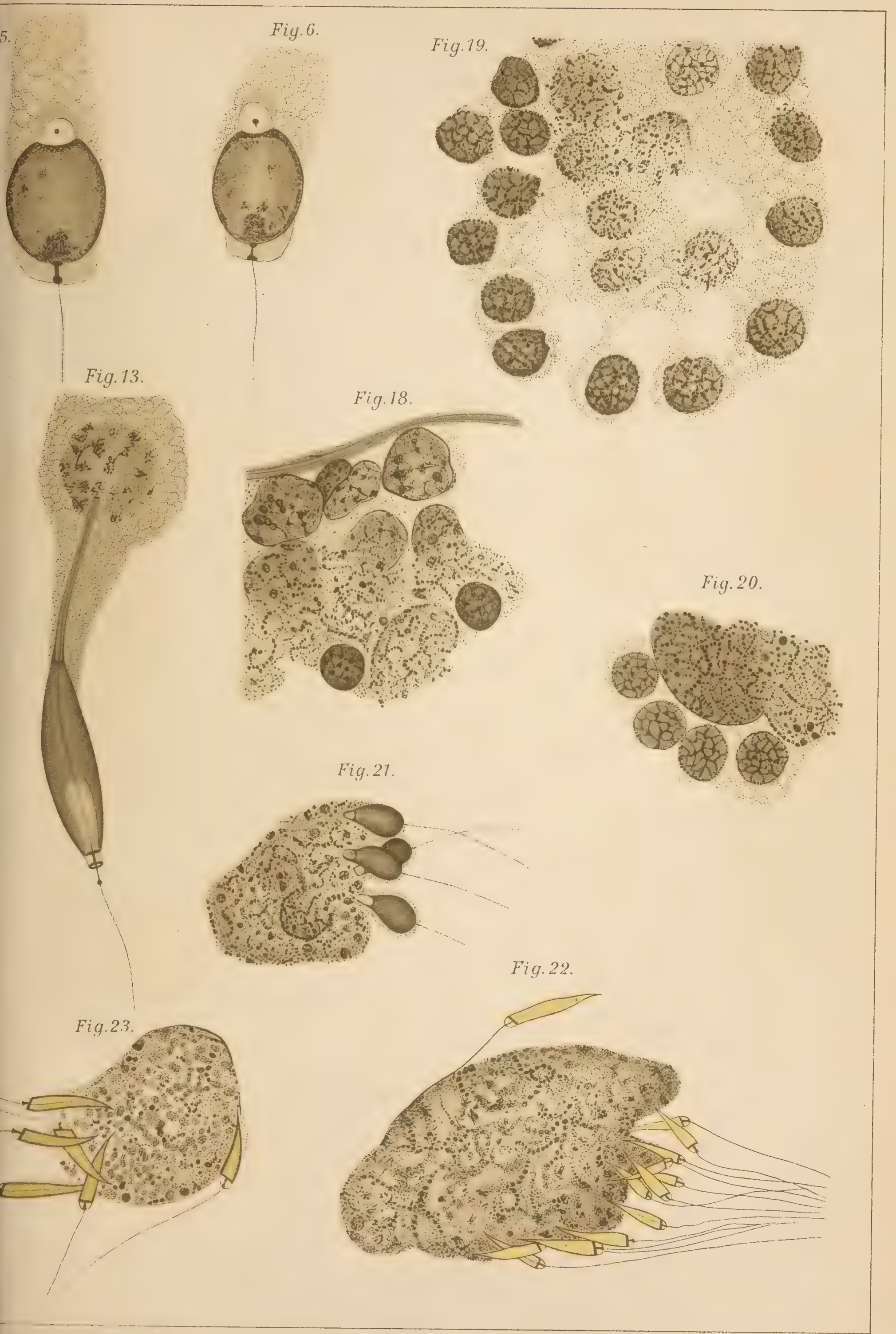
mann in Leipzig



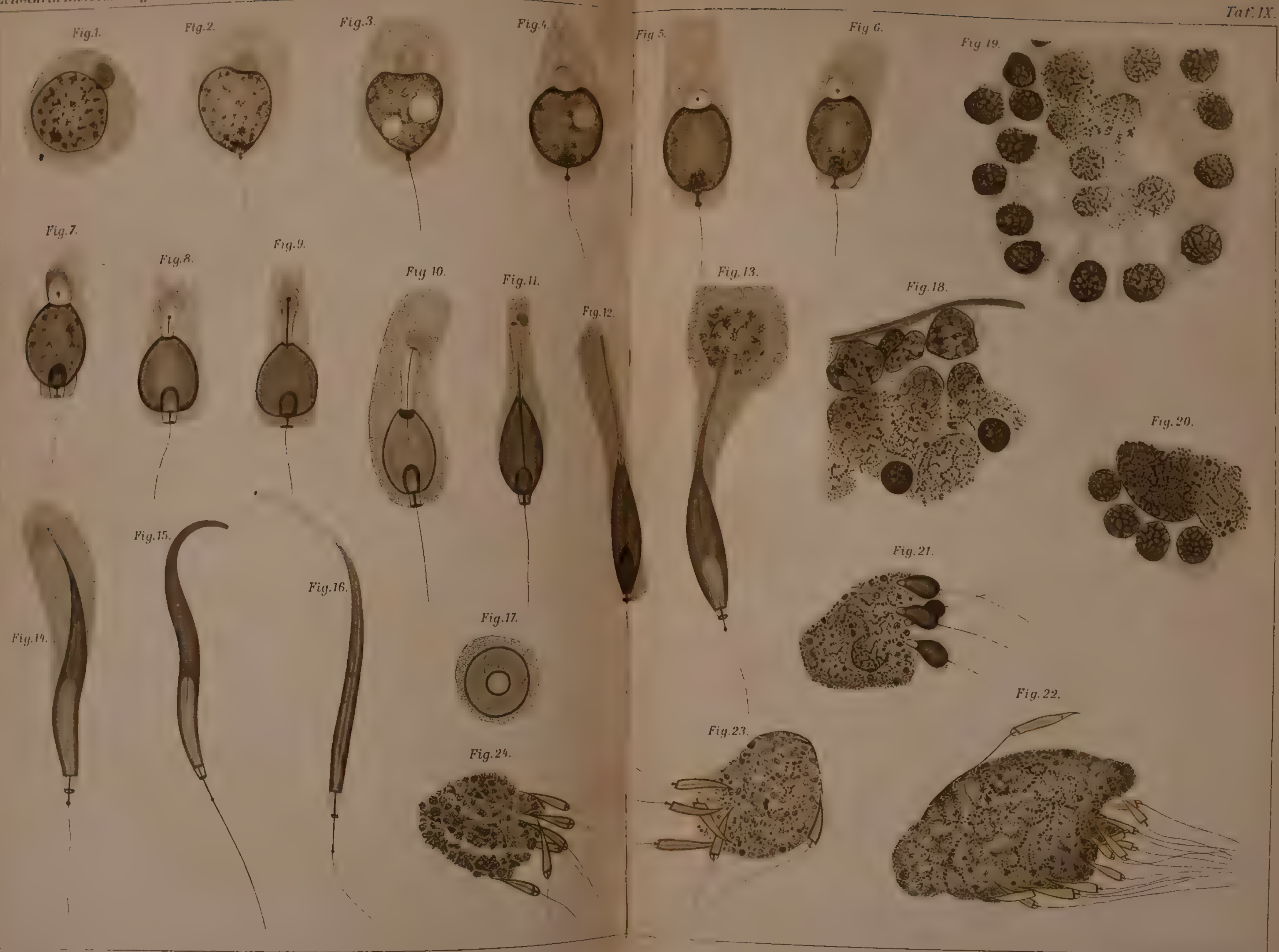
Lith. Anst. Julius Klinkhardt, Leipzig

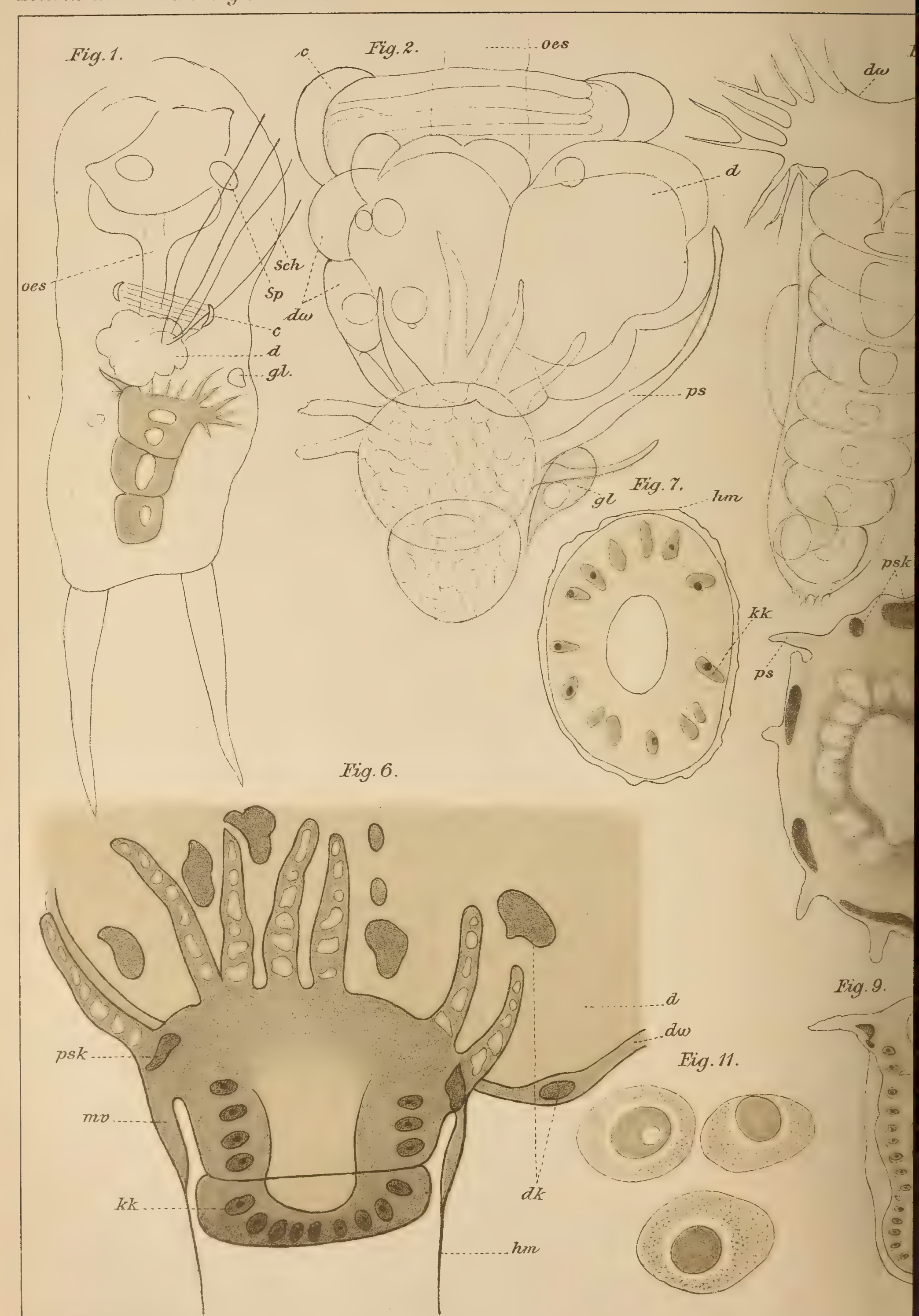


C. Thesing gez.

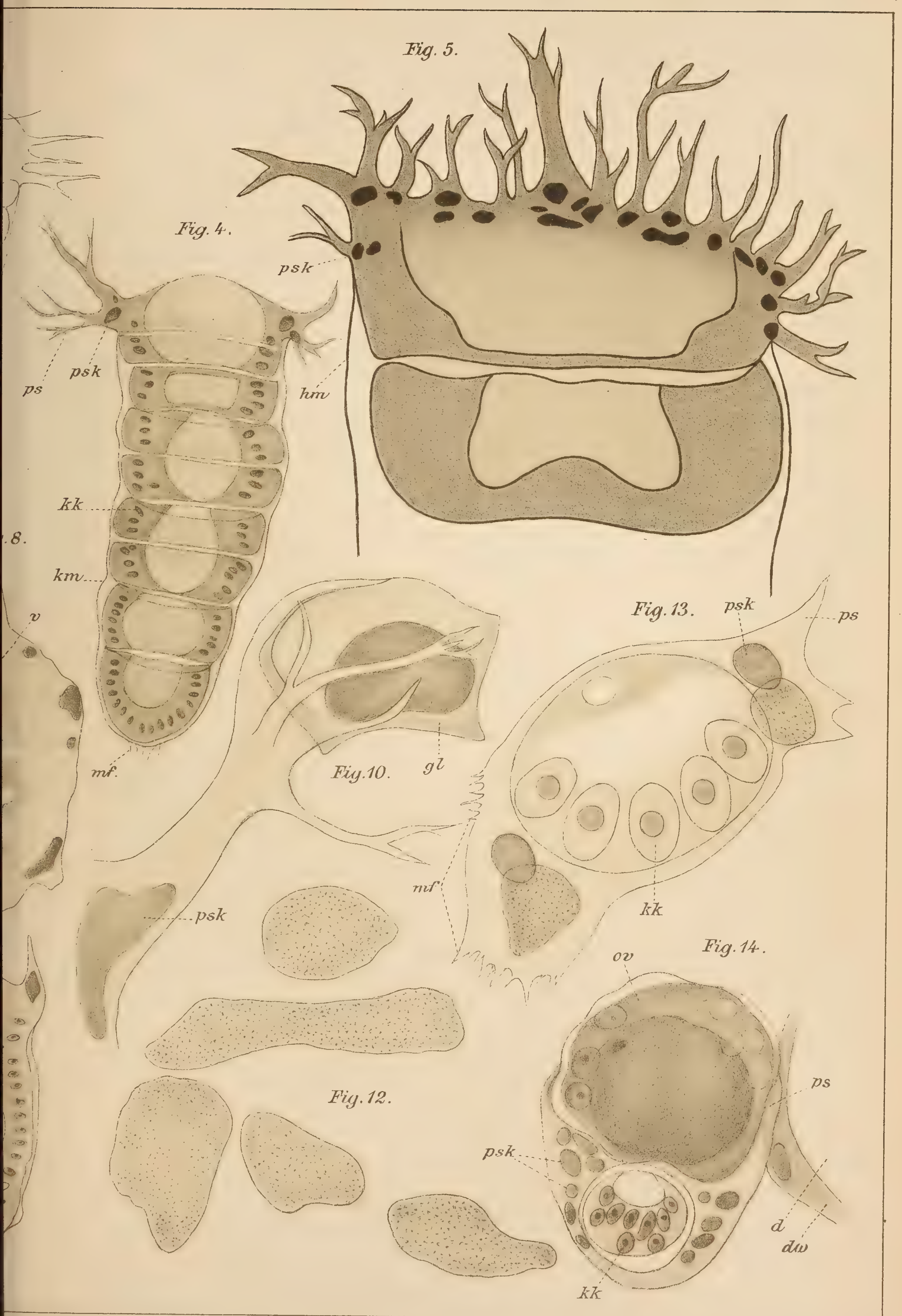


Lith. Anst. Julius Klinkhardt, Leipzig.

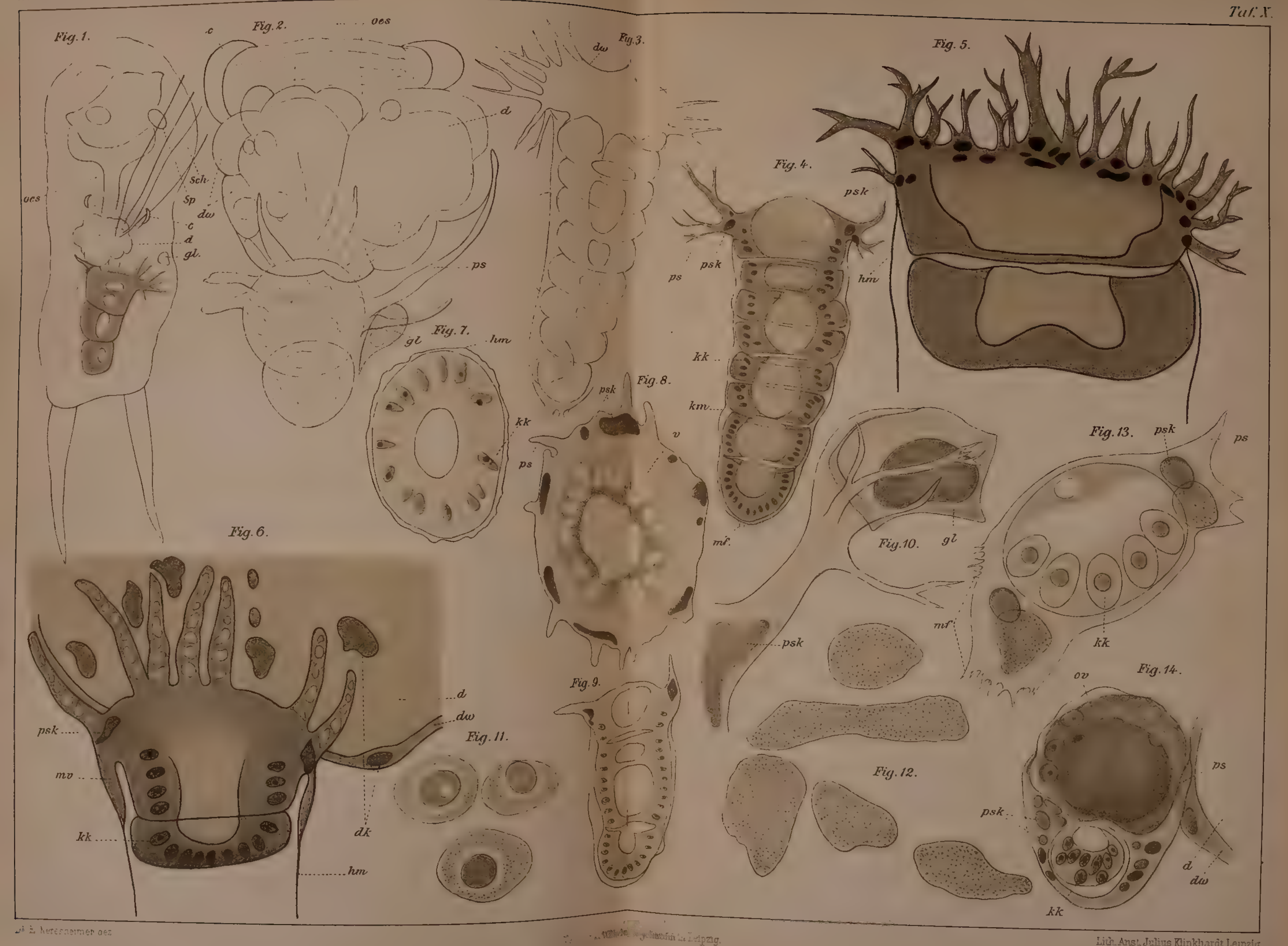

Fig. 1.
Fig. 2.
Fig. 3.
Fig. 4.
Fig. 5.
Fig. 6.
Fig. 7.
Fig. 8.
Fig. 9.
Fig. 10.
Fig. 11.
Fig. 12.
Fig. 13.
Fig. 14.
Fig. 15.
Fig. 16.
Fig. 17.
Fig. 18.
Fig. 19.
Fig. 20.
Fig. 21.
Fig. 22.
Fig. 23.
Fig. 24.


Fig. 1.
oes
Sch
Sp
c
d
gl.
Fig. 2.
c
oes
d
dw
ps
gl
Fig. 7.
hm
kk
psk
ps
Fig. 6.
psk
mv
kk
d
dw
dk
hm
Fig. 11.
Fig. 9.

Verlag v. Wil



Lith. Anst. Julius Klinkhardt, Leipzig.



Lith. Anst. Julius Klinkhardt, Leipzig.

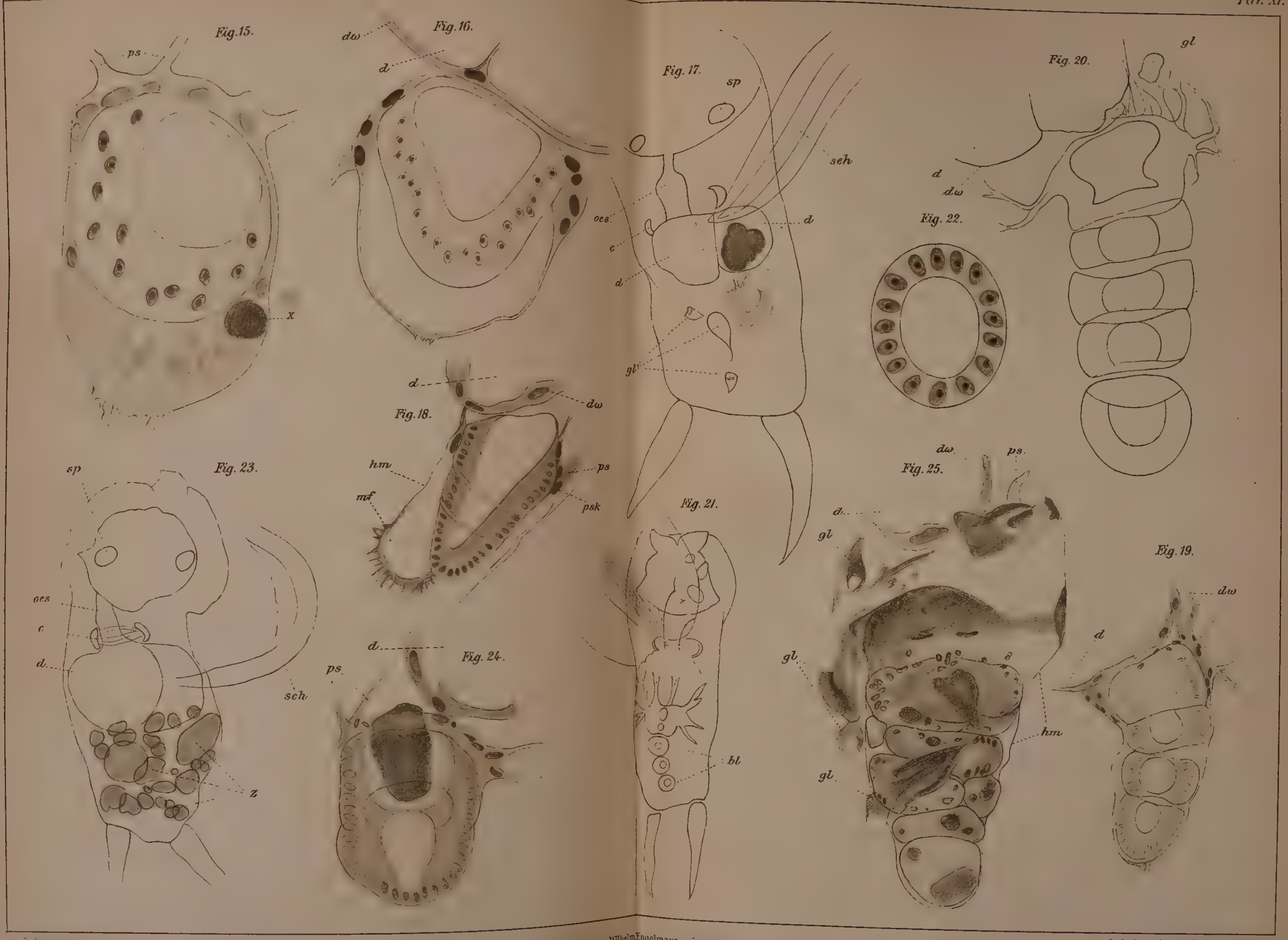
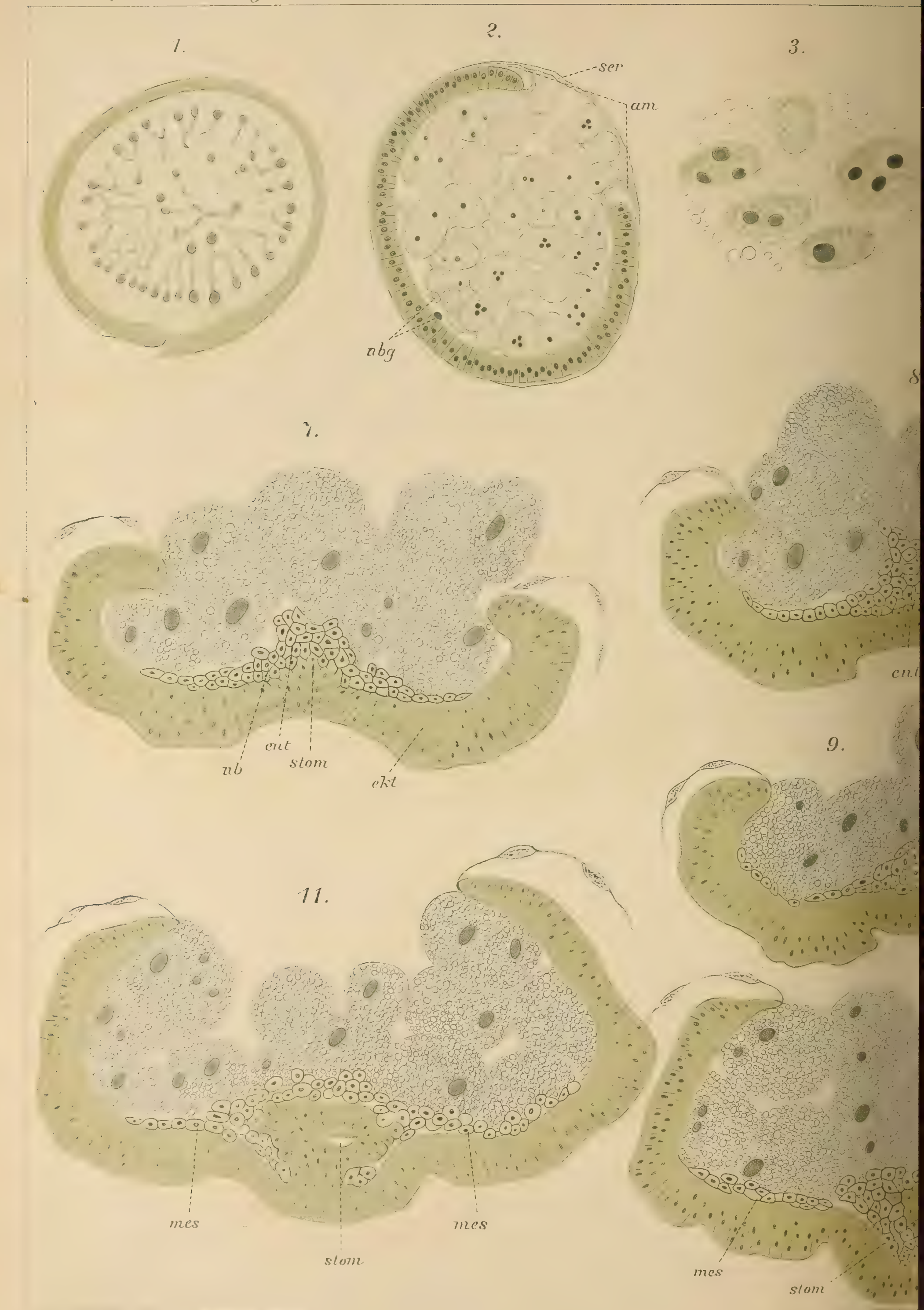
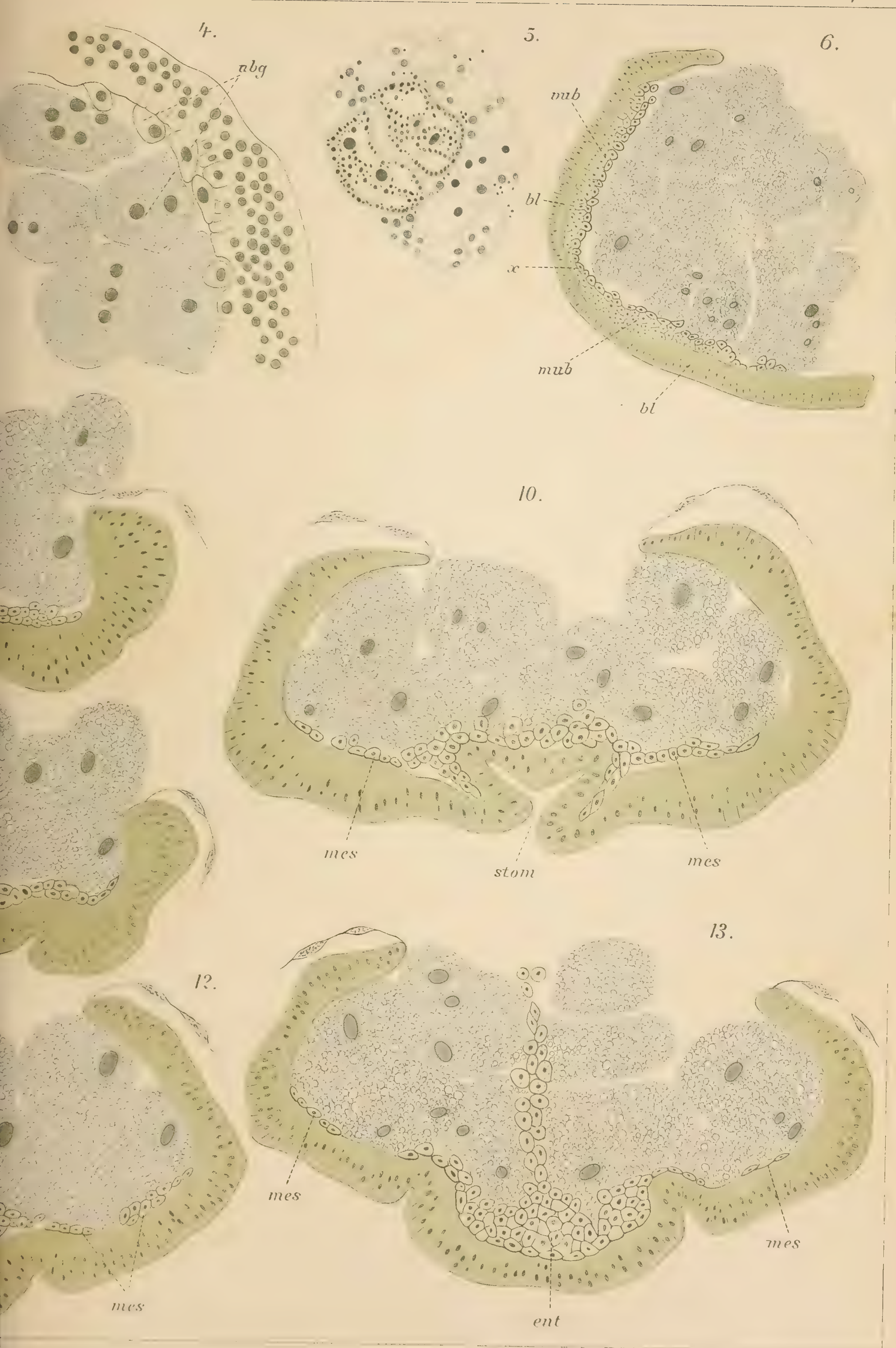


Fig. 15.
ps
x
Fig. 16.
dω
d
Fig. 17.
sp
seh
oes
c
d
gl
Fig. 18.
d
dω
hm
mf
ps
psk
Fig. 20.
gl
d
dω
Fig. 22.
Fig. 23.
sp
oes
c
d
sch
z
Fig. 24.
d
ps
Fig. 21.
bl
Fig. 25.
dω
ps
d
gl
hm
Fig. 19.
dω
d


1.
2.
3.
ser
am
nbg
7.
ent
nb
stom
ekt
9.
11.
mes
stom
mes
mes
stom


4.
nbg
5.
6.
mub
bl
x
mub
bl
10.
mes
stom
mes
13.
12.
mes
mes
mes
ent

1. 2. 3. 4. 5. 6.

ser am nbg nbg nub bl c mub bl

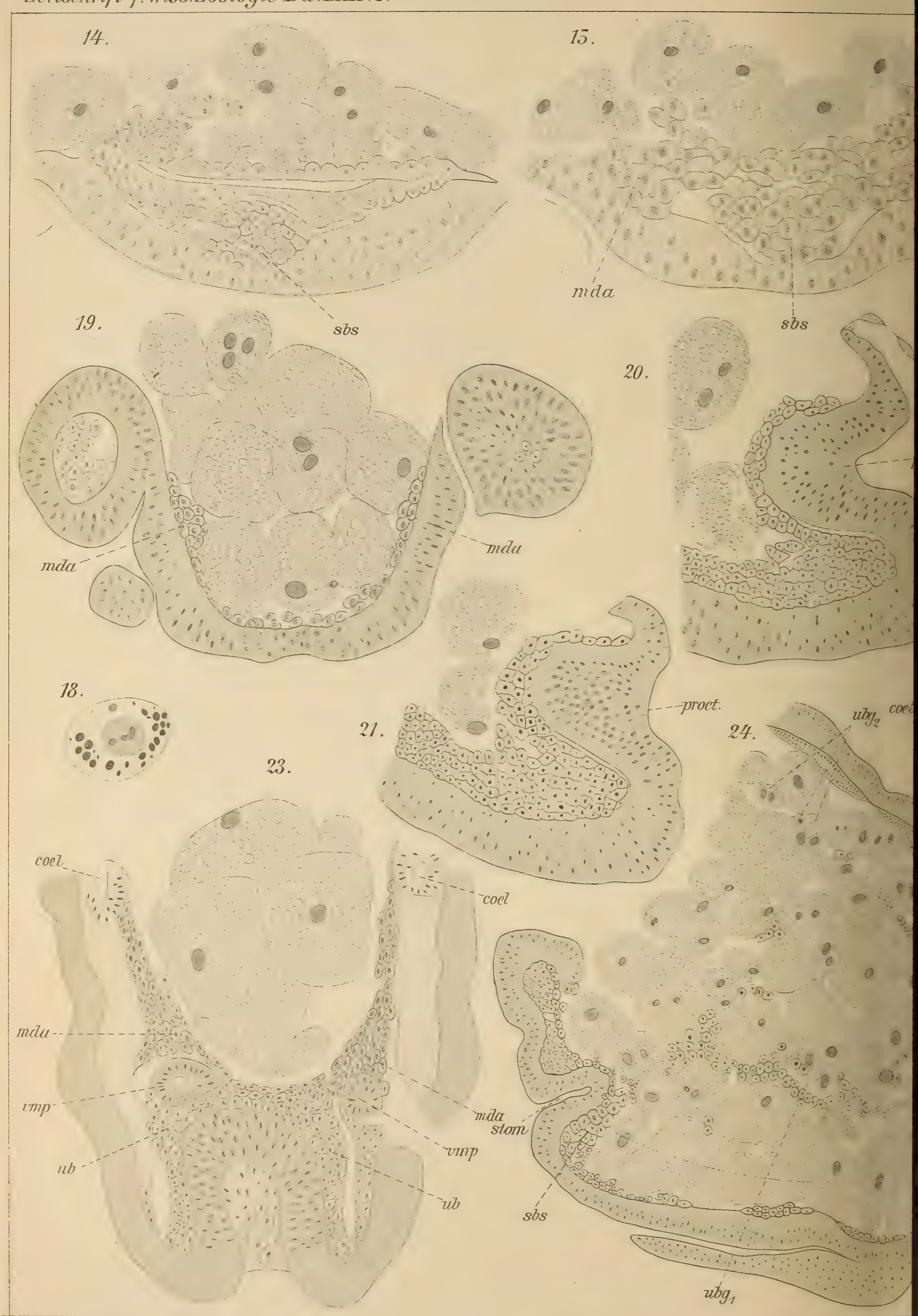
7. 8. 9. 10.

nb ent stom ekt ent ent mes stom mes

11. 12. 13.

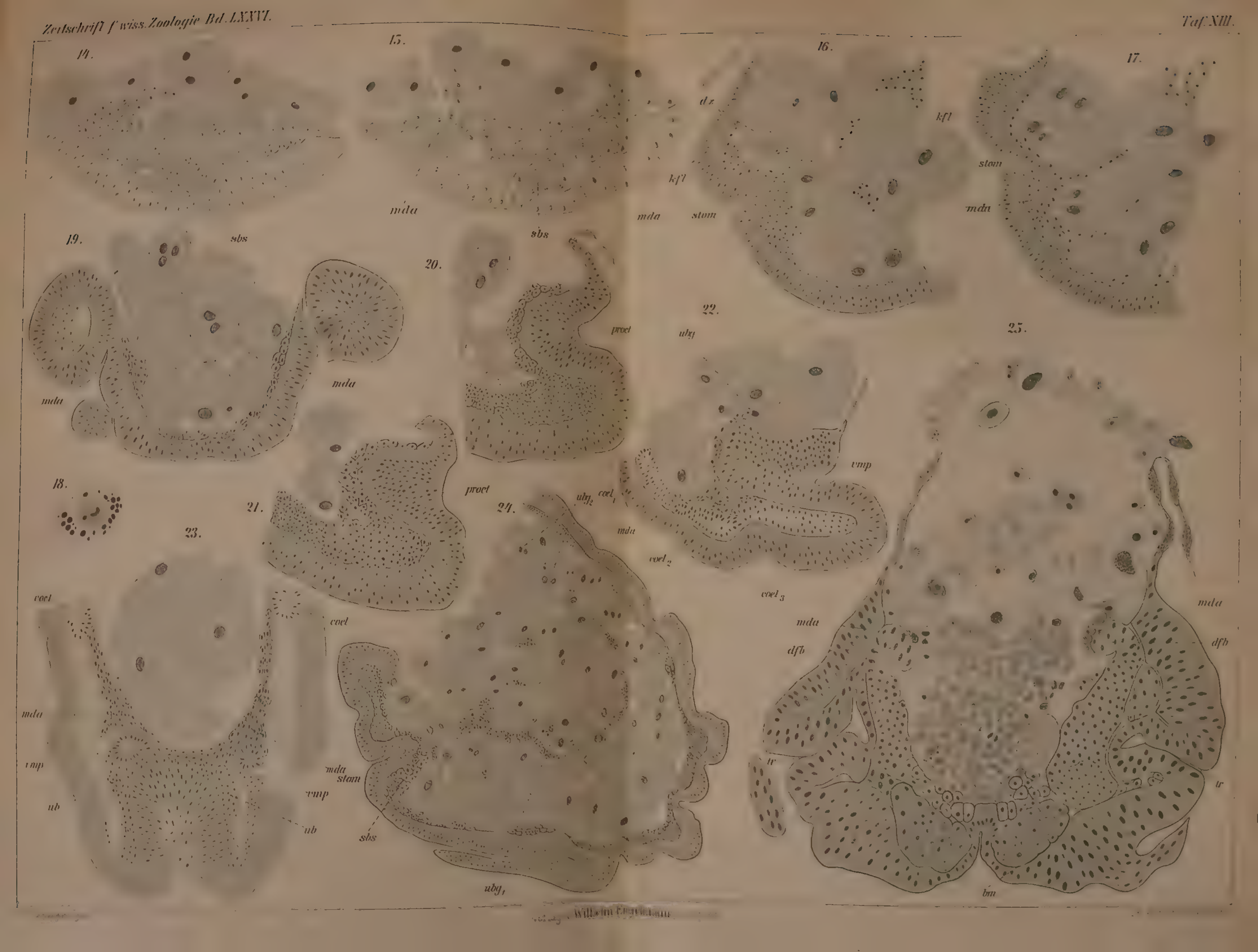
mes stom mes mes stom mes mes mes ent

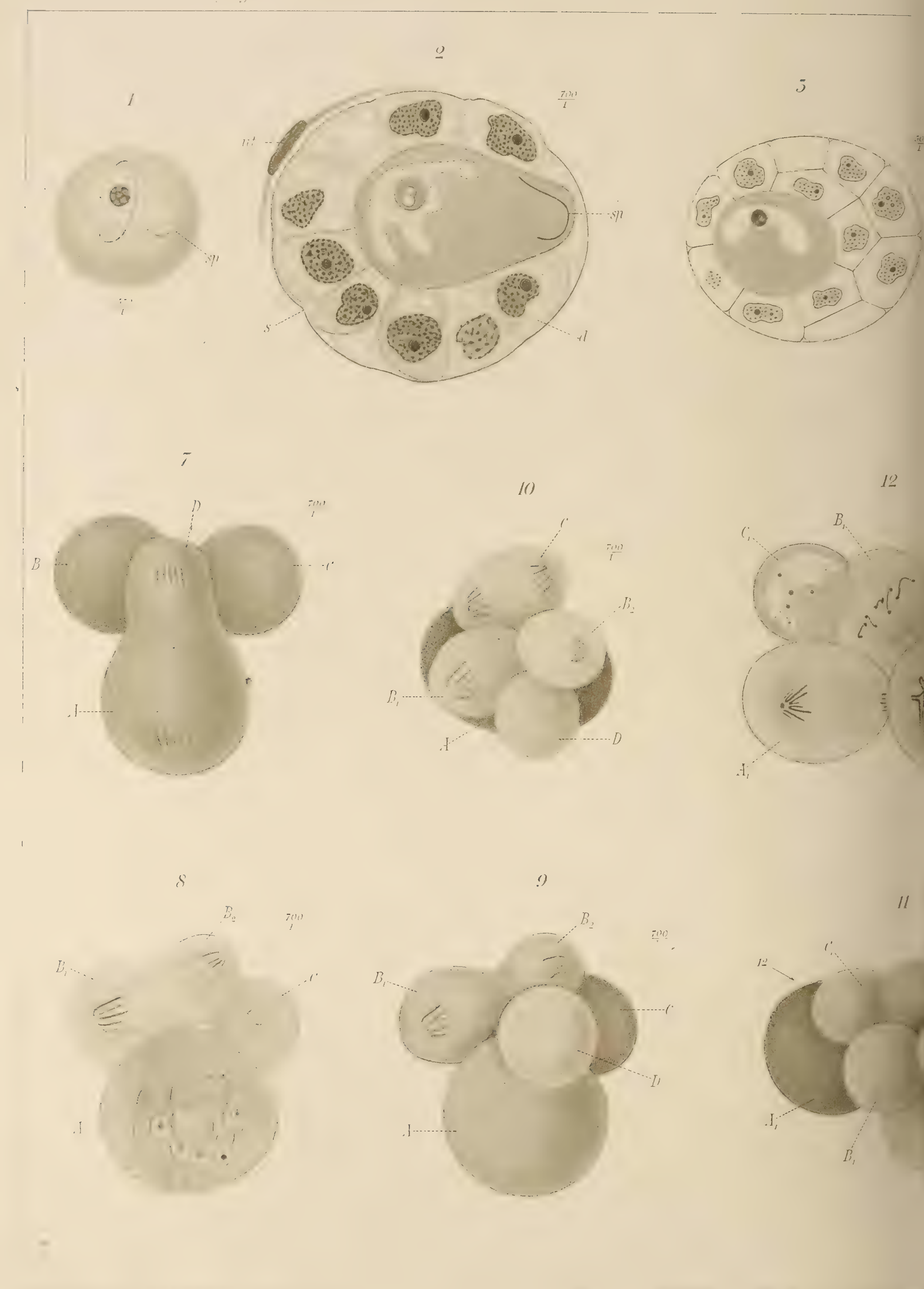
Wilhelm Engelmann


14.
15.
sbs
mda
sbs
19.
20.
mda
mda
18.
21.
proct.
24.
ubg_2
23.
coel
coel
mda
vmp
ub
mda
stom
vmp
ub
sbs
ubg_1

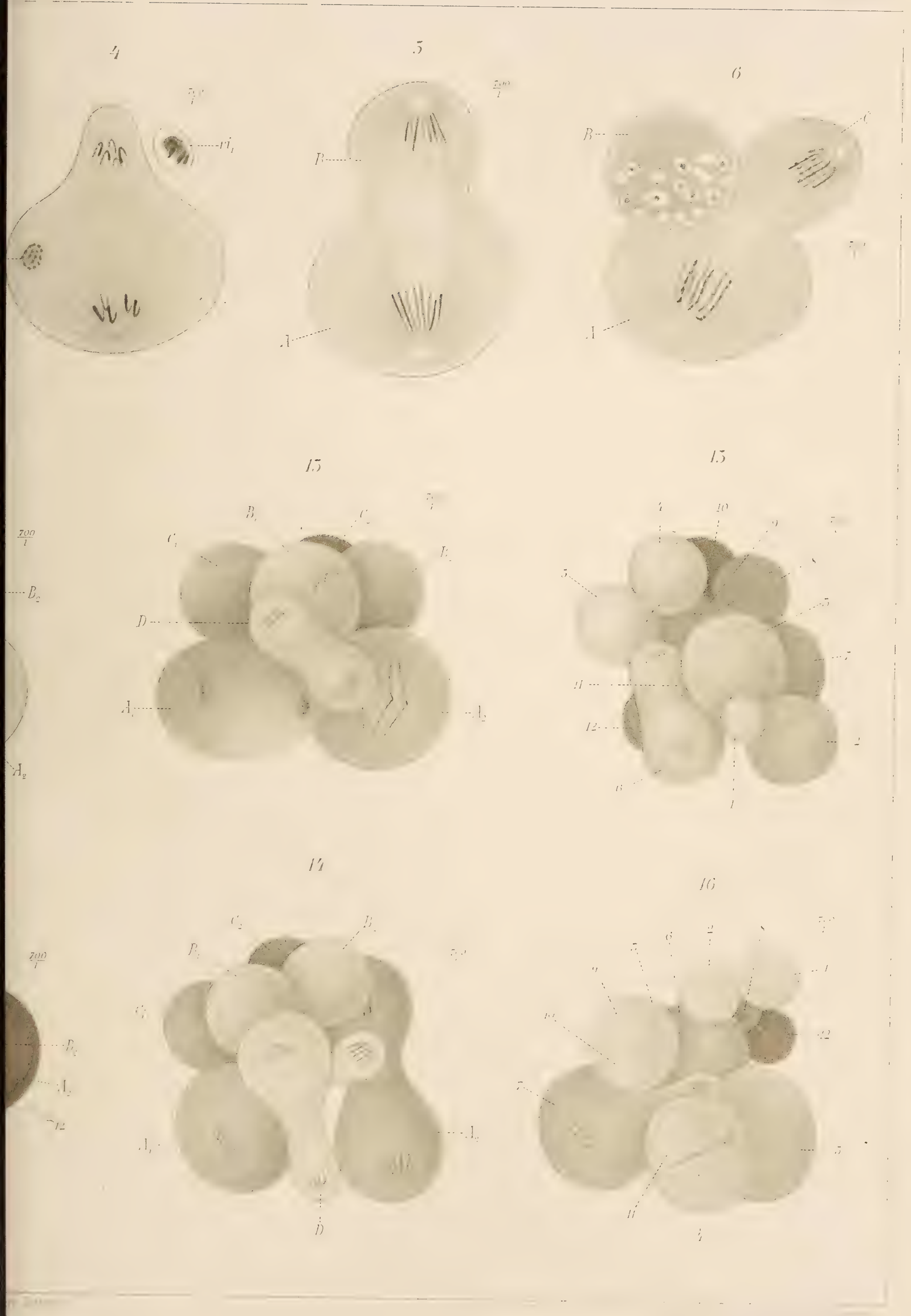


ann in Leipzig.
Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.

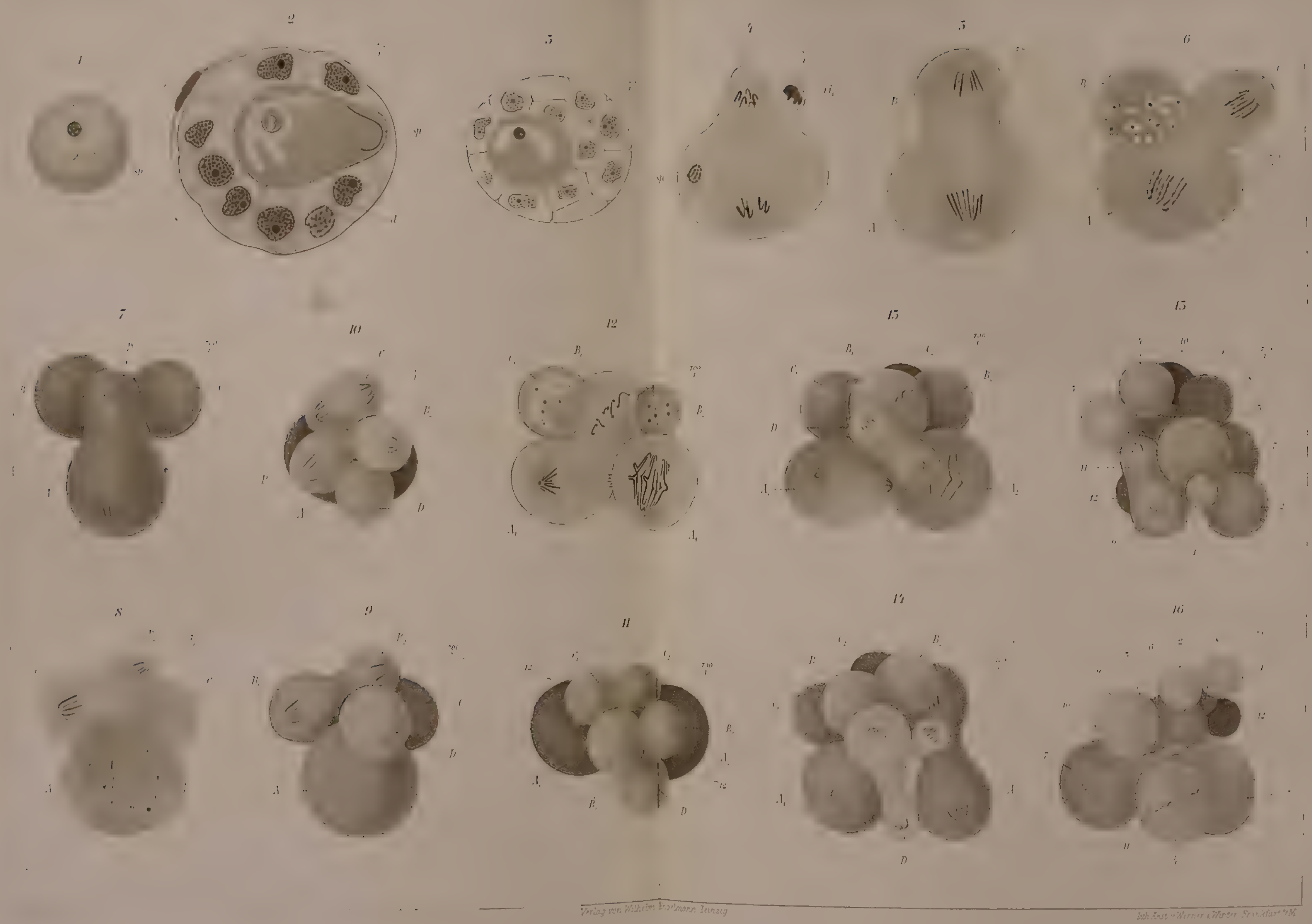

14.
15.
16.
17.
18.
19.
20.
21.
22.
23.
24.
25.
dz
kfl
stom
mda
sbs
proct
uby
vmp
coel
coel 1
coel 2
coel 3
uby 1
uby 2
ub
dfb
tr
bm



1
2
3
7
10
12
8
9
11
sp
s
d
B
C
D
A
B_1
B_2
C_1
A_1



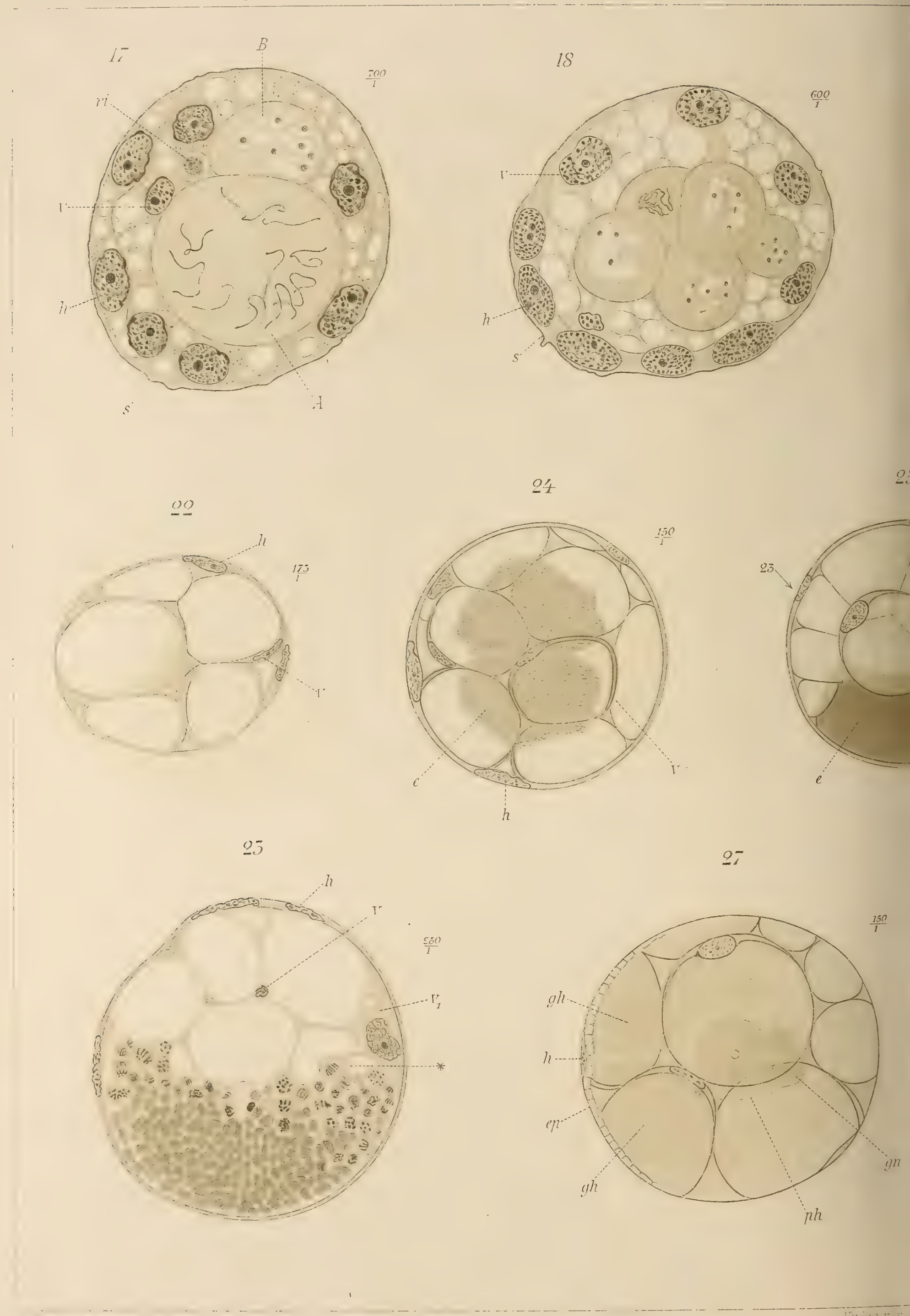
...enbergi.

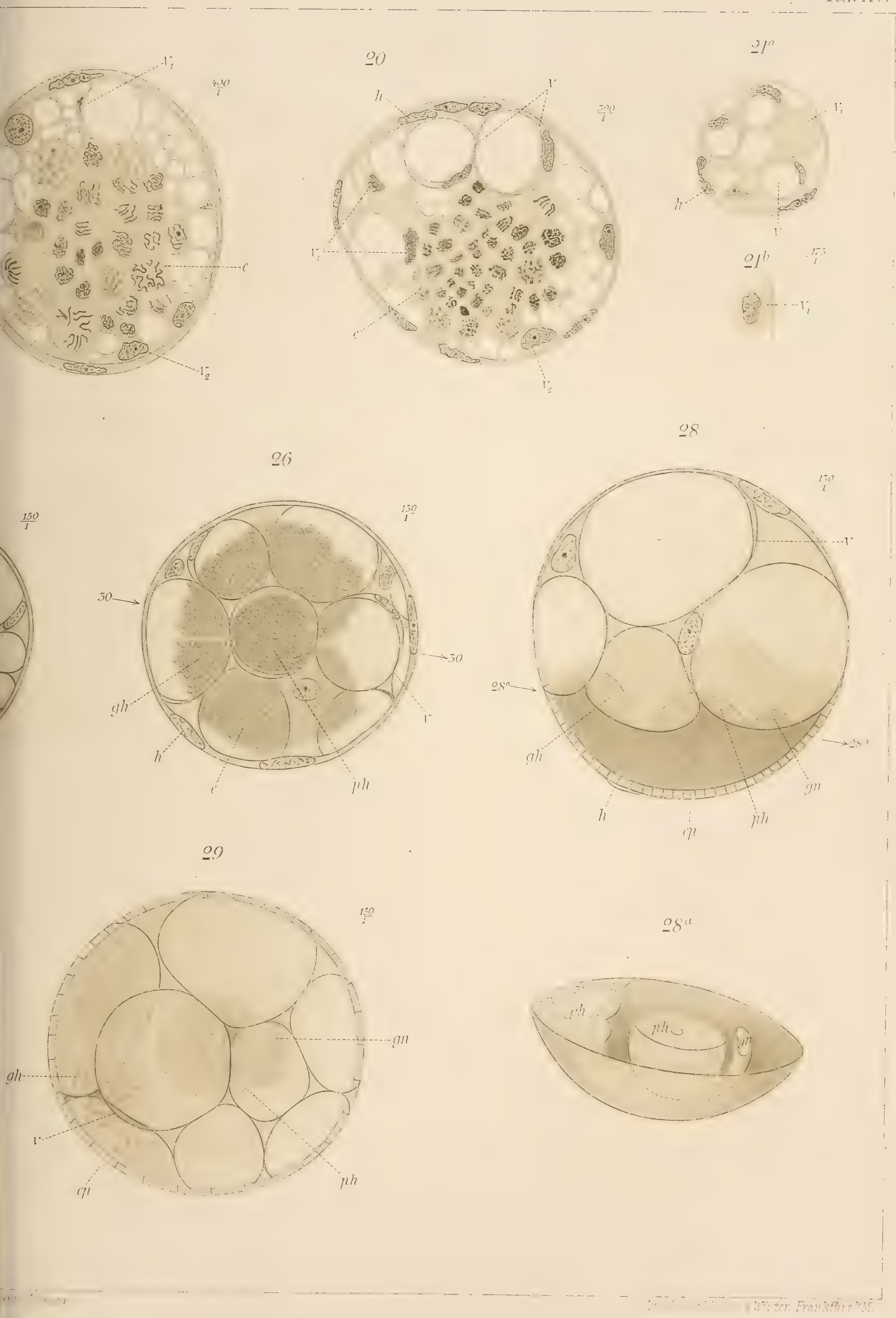


Mesostomum ehrenbergi.

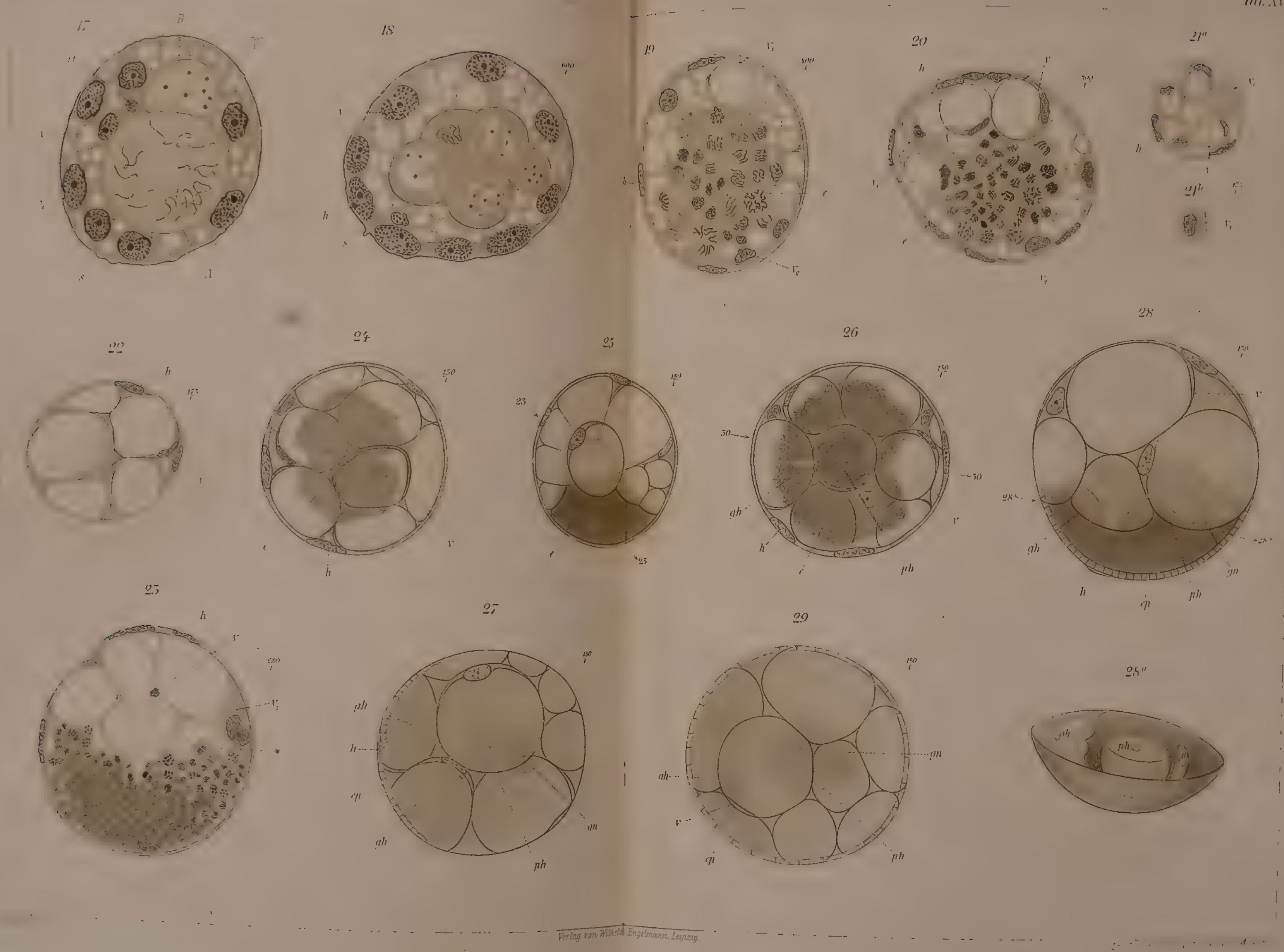
Verlag von Wilhelm Engelmann, Leipzig

Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.


17
B
700/1
ri
V
h
s
A
18
600/1
V
h
s
22
h
175/1
V
24
150/1
c
V
h
23
e
25
h
V
250/1
V1
*
27
150/1
gh
h
ep
gh
gn
ph



...renbergi

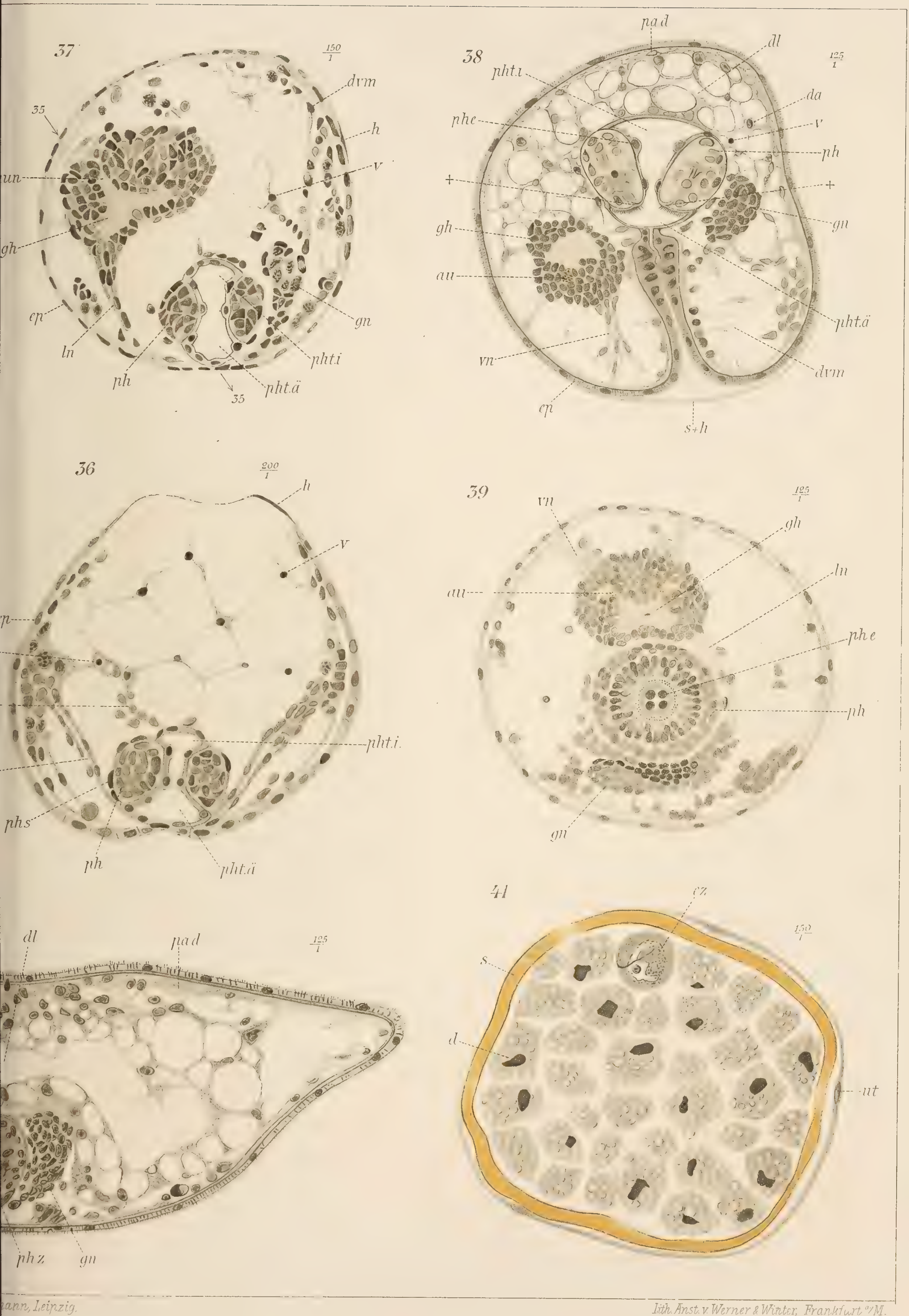


Verlag von Wilhelm Engelmann, Leipzig.

Mesostomum ehrenbergi.

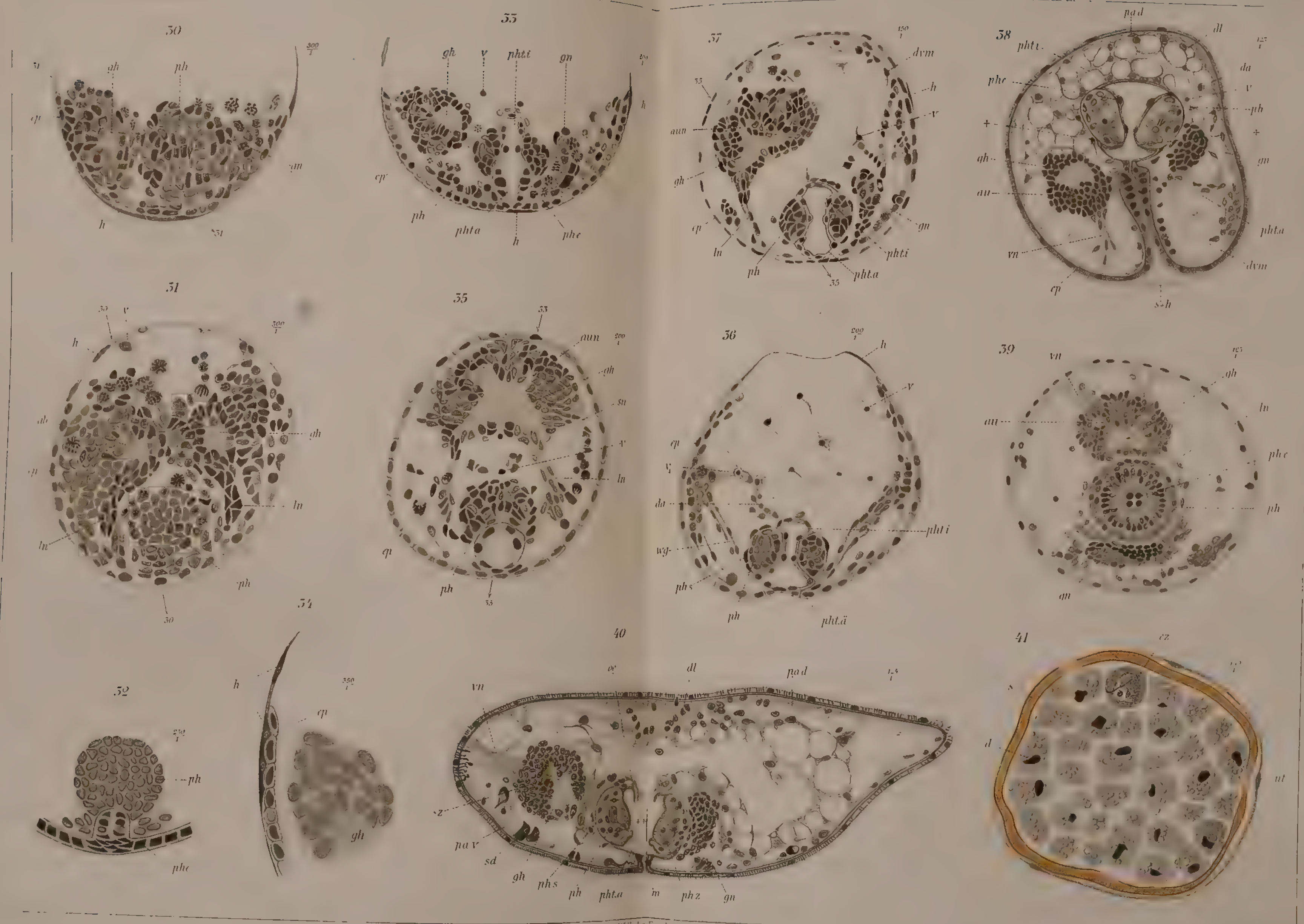

30
300/1
31
gh
ph
ep
gn
h
31
33
gh
v
pht.i
gn
ep
ph
pht.ä
h
phe
31
30
v
300/1
h
gh
gh
ep
ln
ln
ph
30
35
33
aun
200/1
gh
sn
v
ln
ep
ph
33
34
h
350/1
ep
gh
32
250/1
ph
phe
40
oe
vn
sz
pa v
sd
gh
ph s
ph
pht.ä

Mesostom



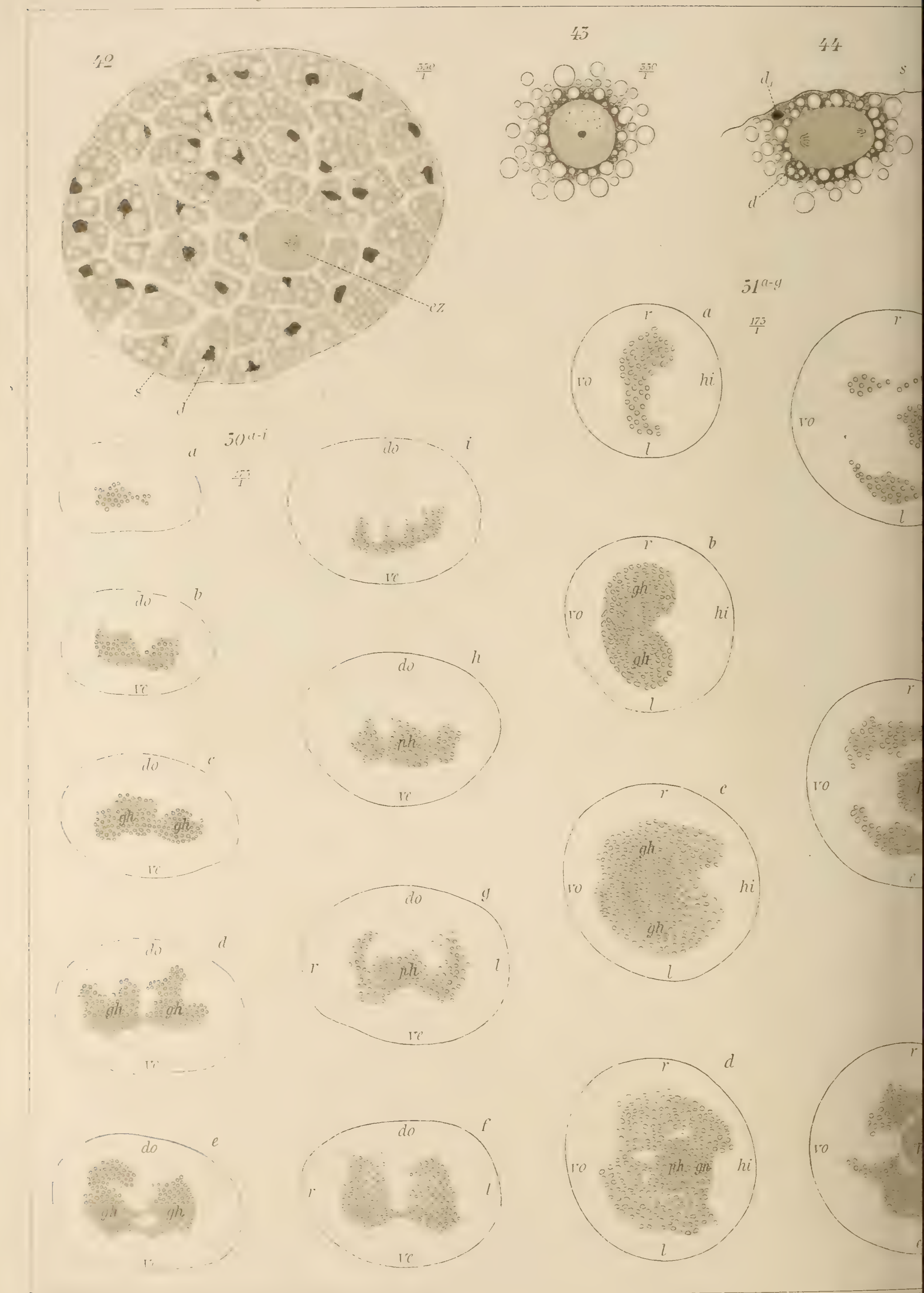
…mann, Leipzig. Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt ᵃ/M.

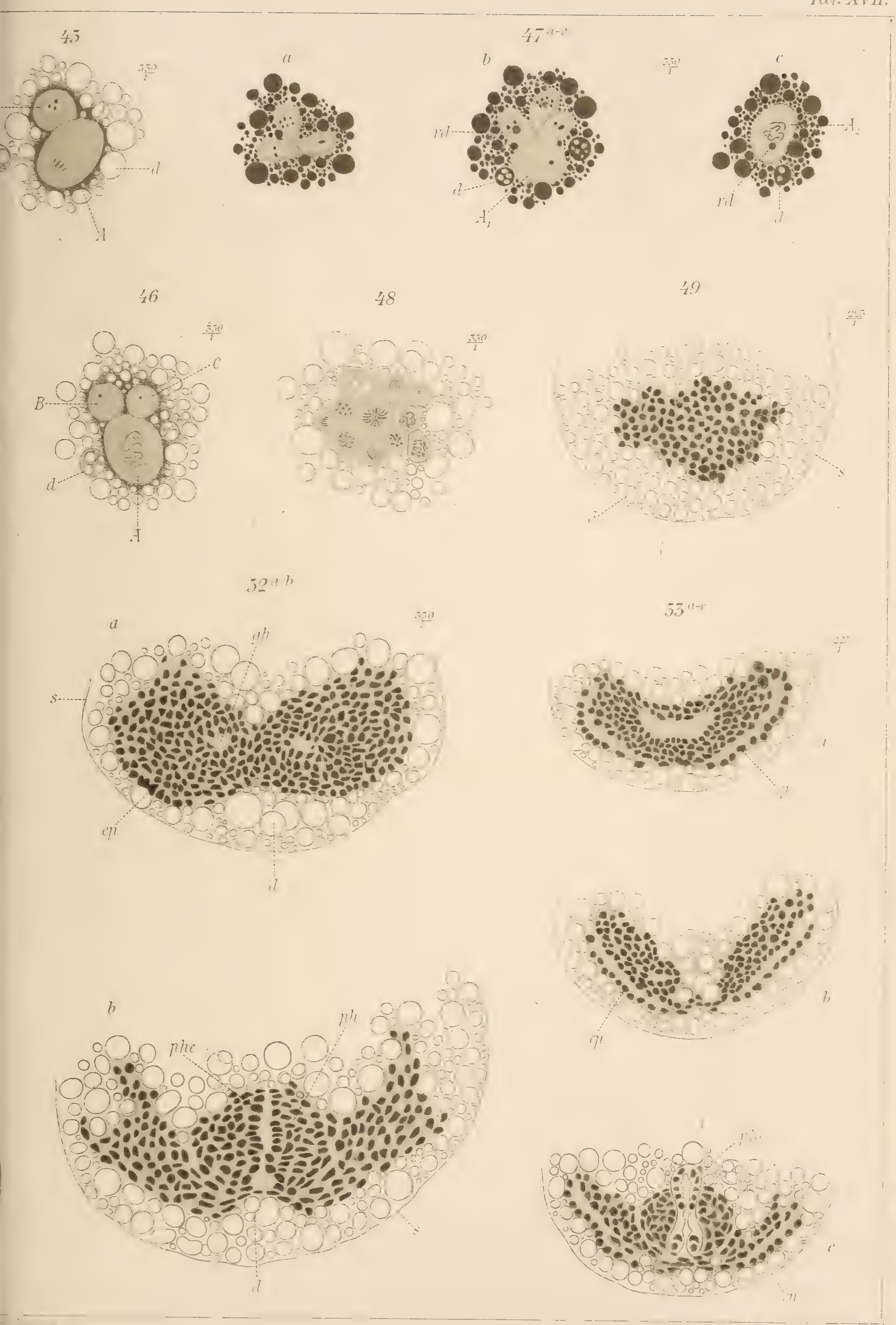
…renbergi.



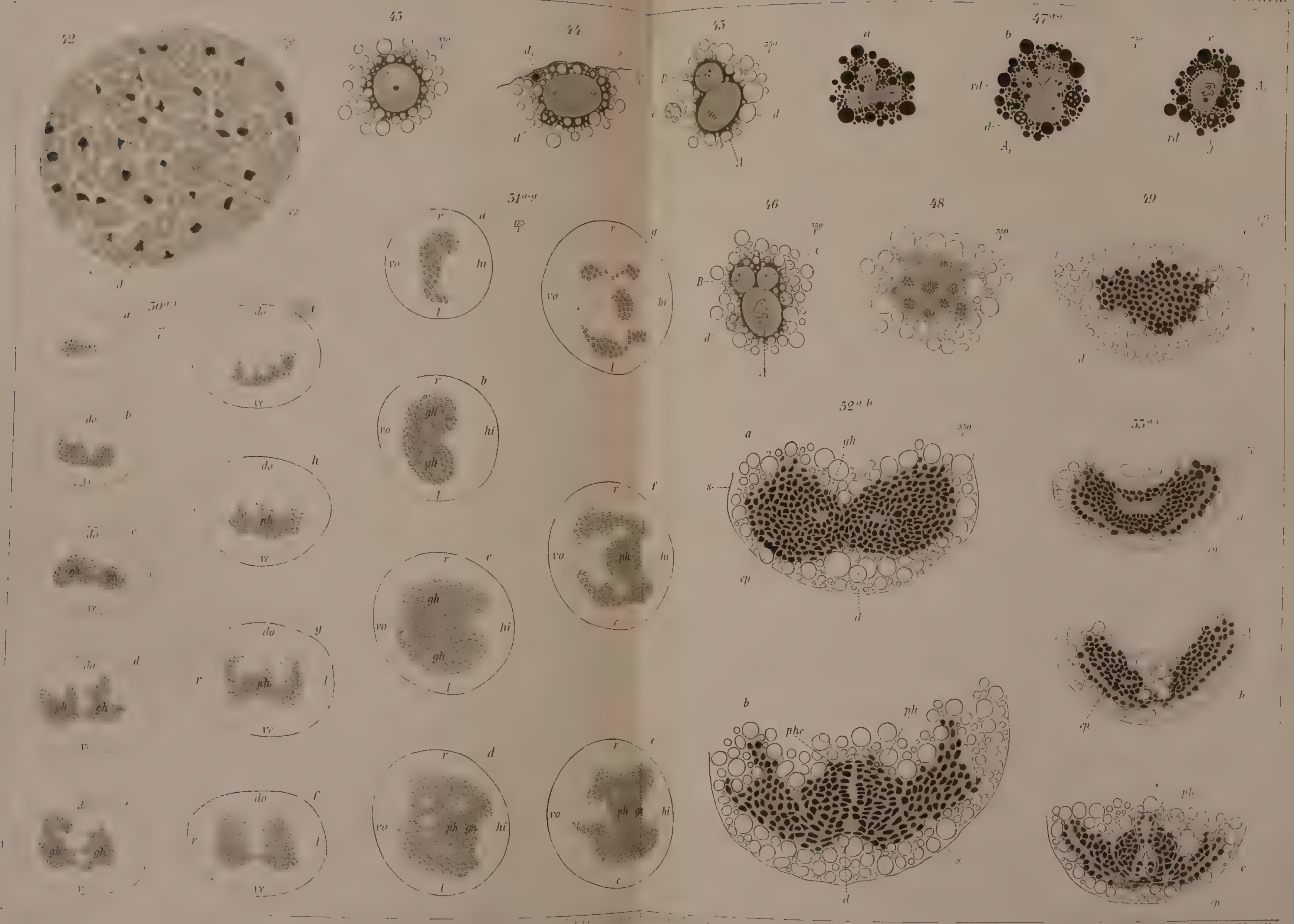
Verlag von Wilhelm Engelmann, Leipzig
lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.

Mesostomum ehrenbergi.

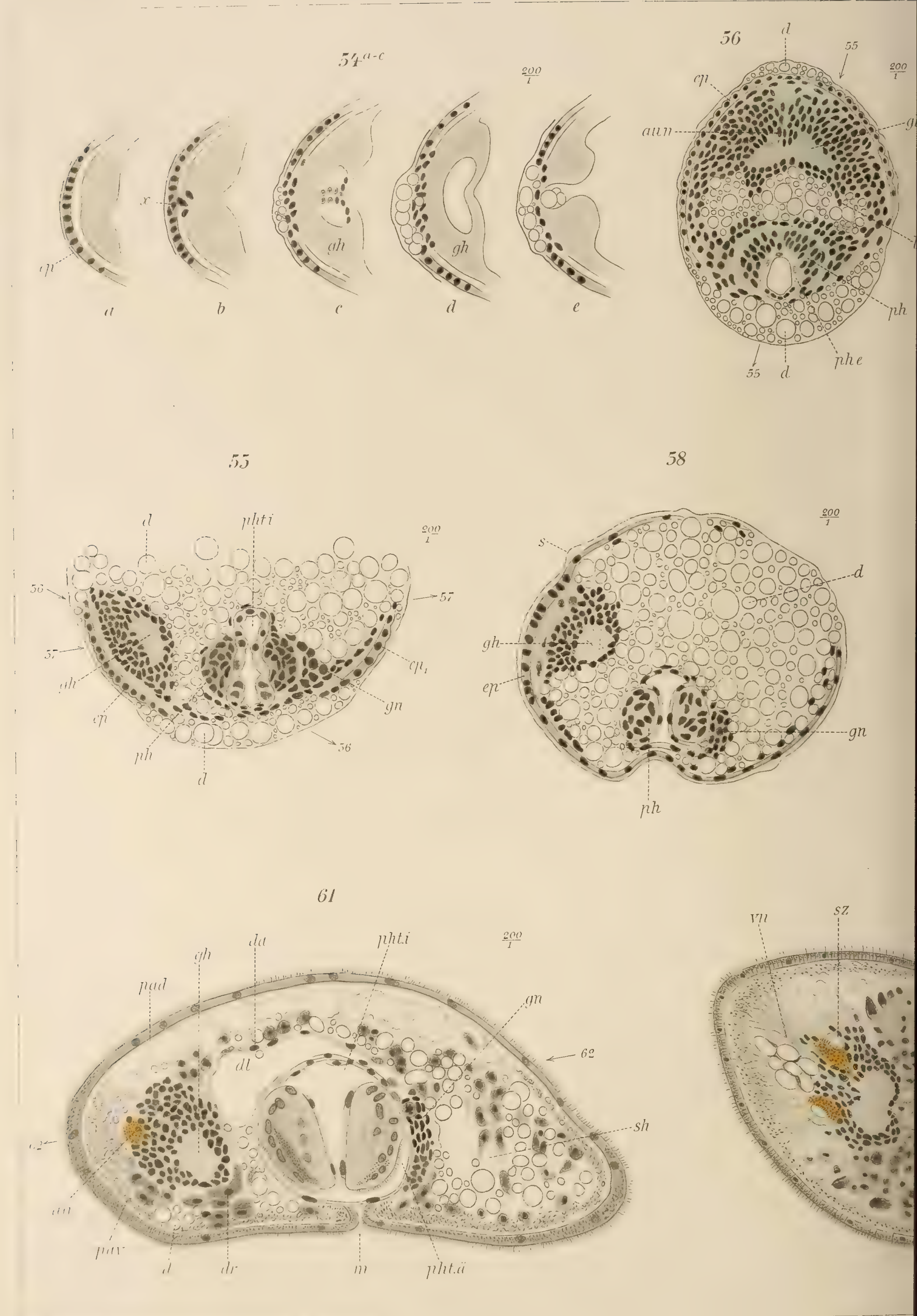

42
43
44
ez
s
d
d,
51a-g
30a-i
do
ve
vo
hi
r
l
gh
ph


45
47 a-c
a
b
c
rd
d
A₁
A₂
46
48
49
B
C
A
s
52 a b
53 a-c
ah
ep
ph
phe
s
d
ep
b
c
m

personatum



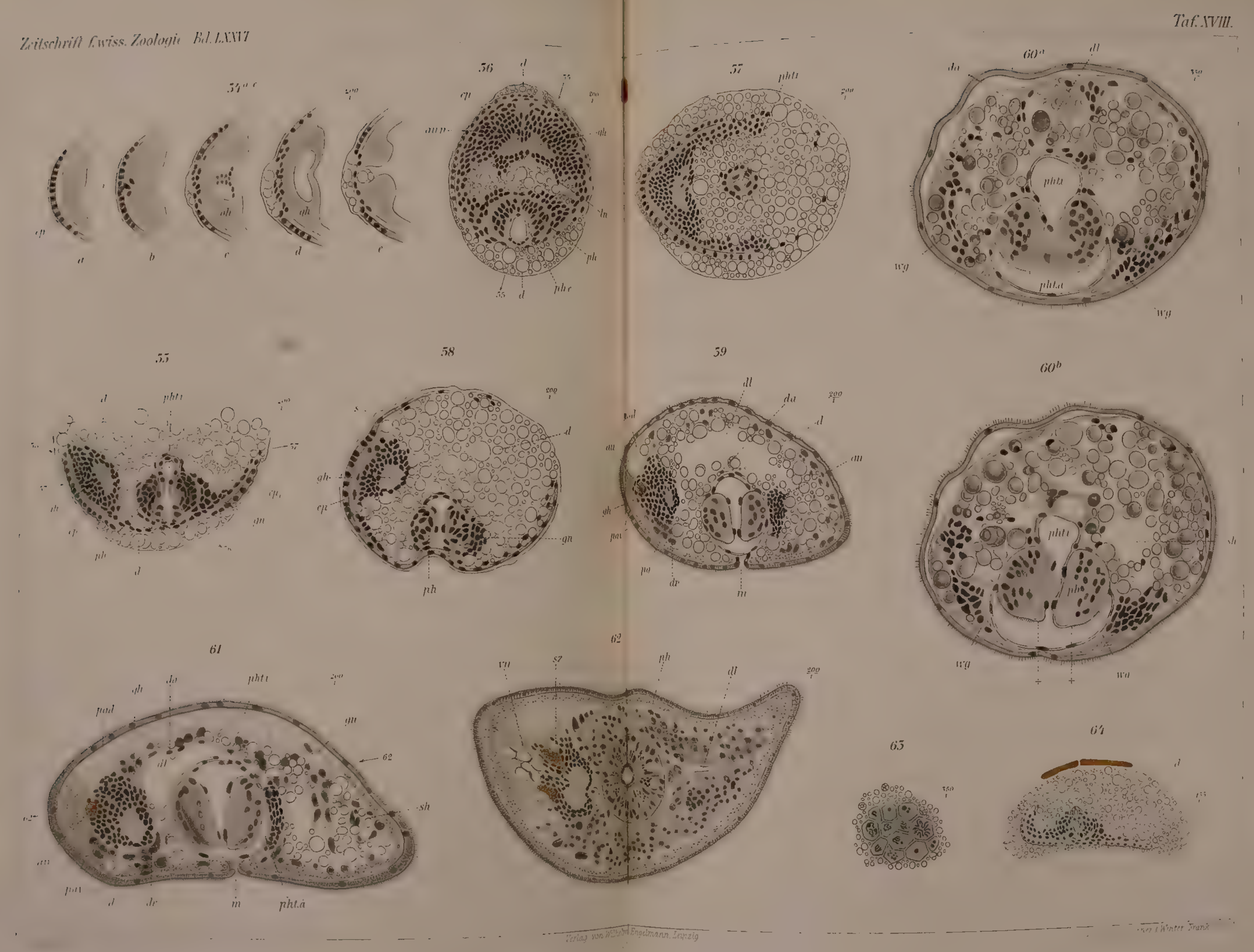
Bothromesostomum personatum


54a-c
200/1
x
ep
gh
gh
a
b
c
d
e
56
d
55
200/1
ep
aun
ph
phe
55
d
55
d
phti
200/1
56
57
57
gh
ep
ep1
gn
ph
36
d
58
200/1
s
d
gh
ep
gn
ph
61
200/1
vn
sz
gh
da
pht.i
pad
gn
dl
62
sh
au
pav
d
dr
m
pht.ä

Bothromeso

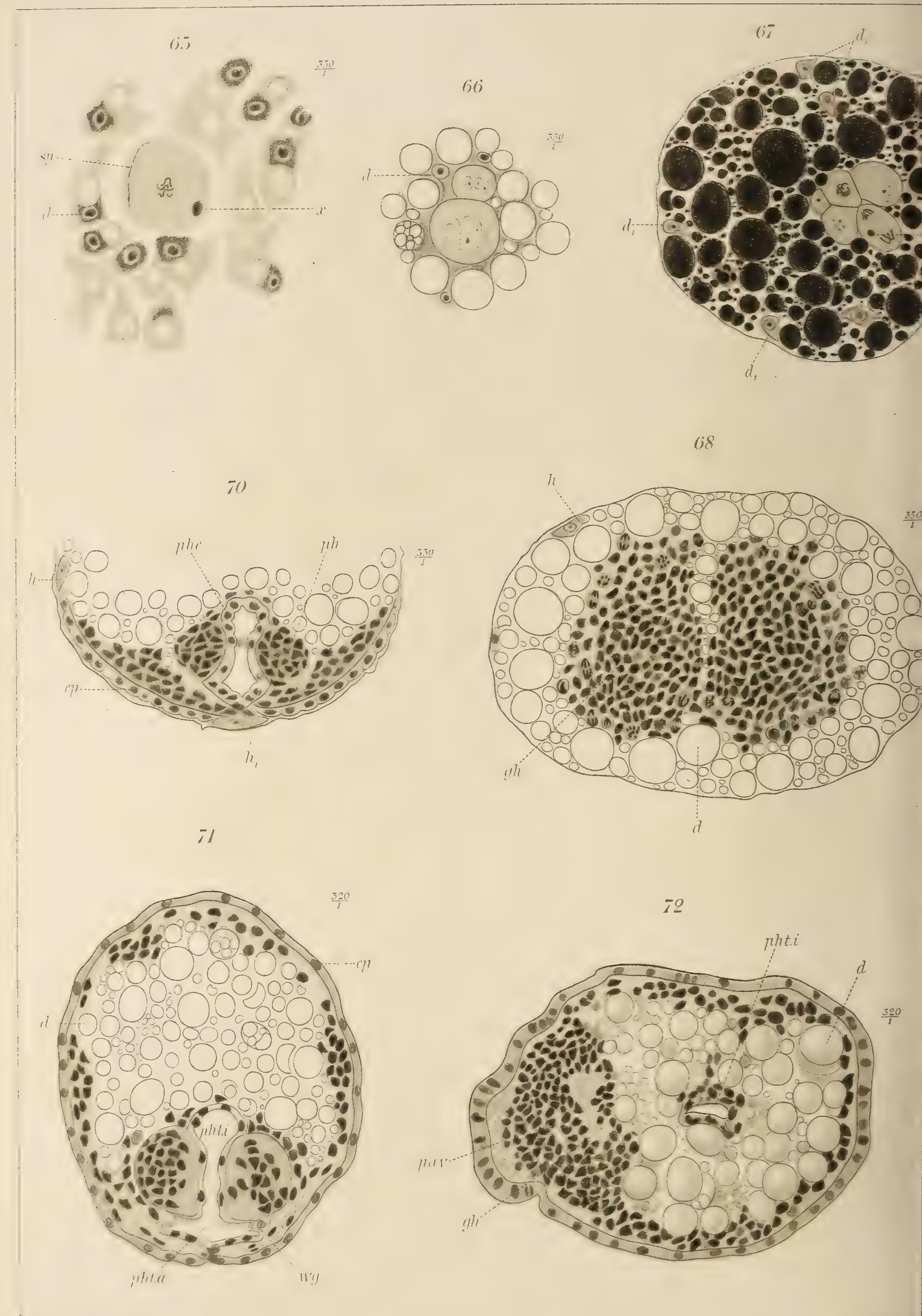

57
phti
60a
dl
da
phti
wg
phtd
Wg
59
dl
da
d
gn
dr
m
60b
phti
sh
ph
Wg
wg
ph
dl
63
64
J

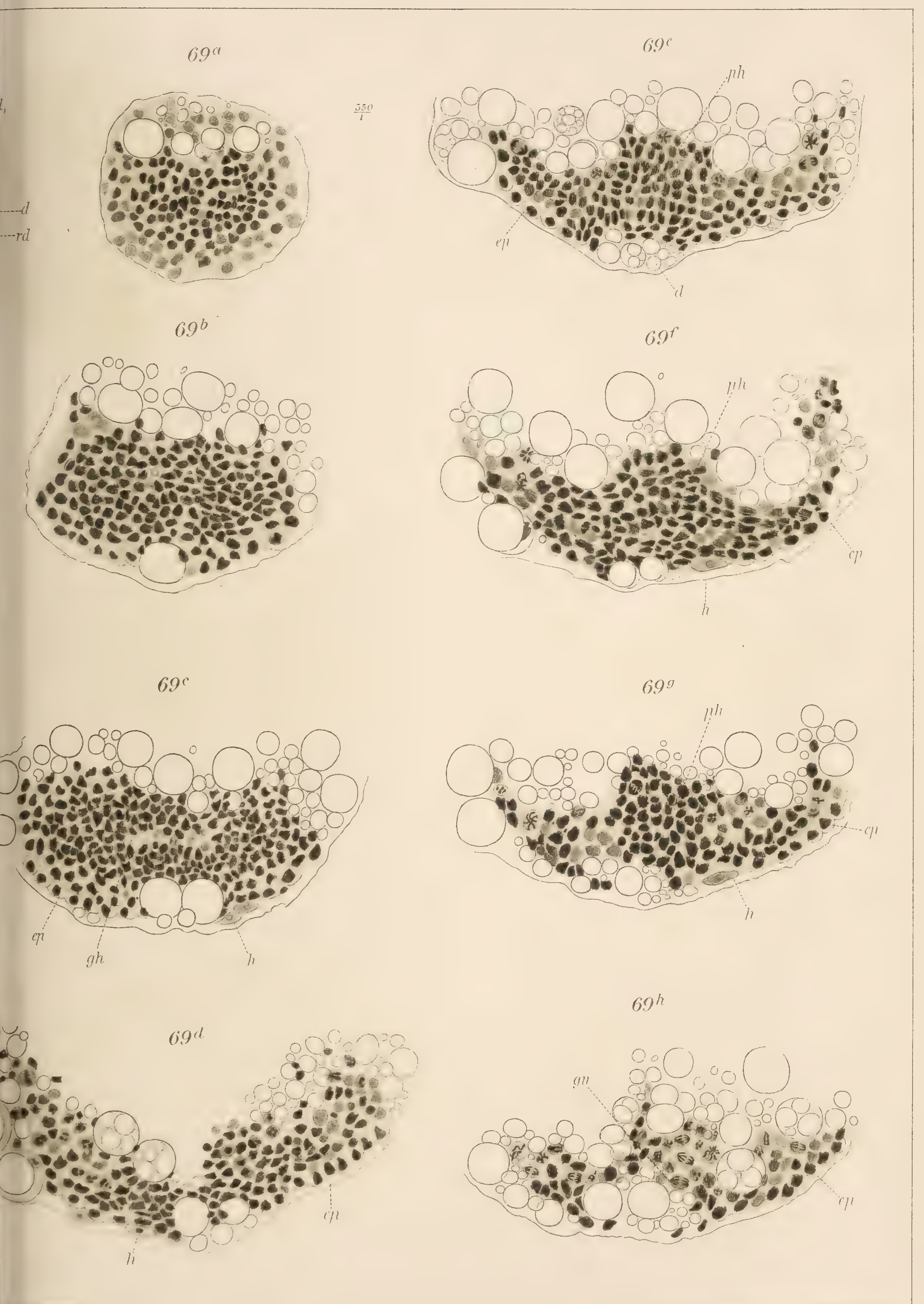
... personatum.



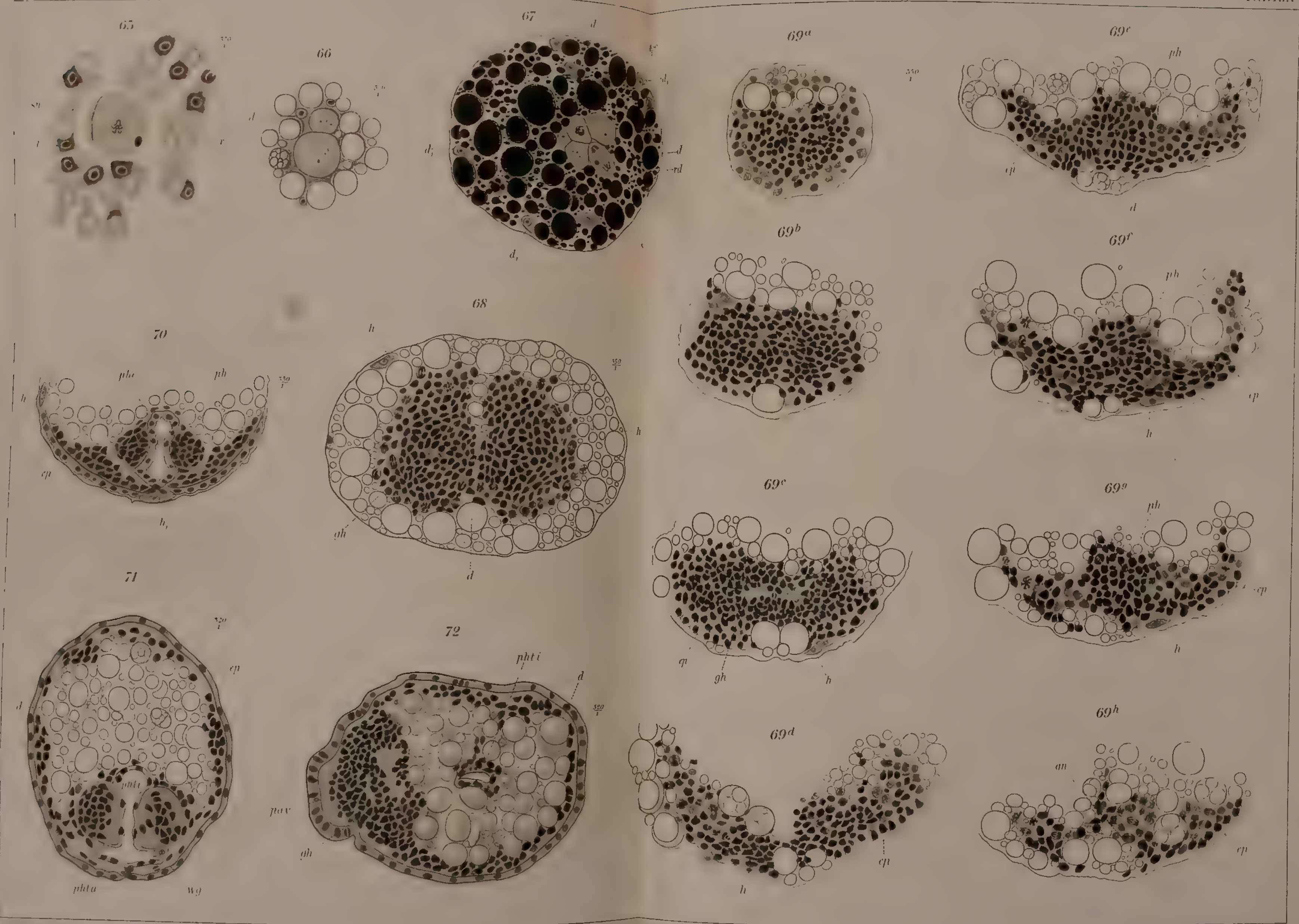
Verlag von Wilh. Engelmann, Leipzig

Bothromesostomum personatum.


65
66
67
68
70
71
72
sp
d
x
d
d₁
d₁
d₁
h
phc
ph
h
ep
h₁
gh
d
ep
d
pht.i
pht.a
wg
pht.i
d
pav
gh
Mesos

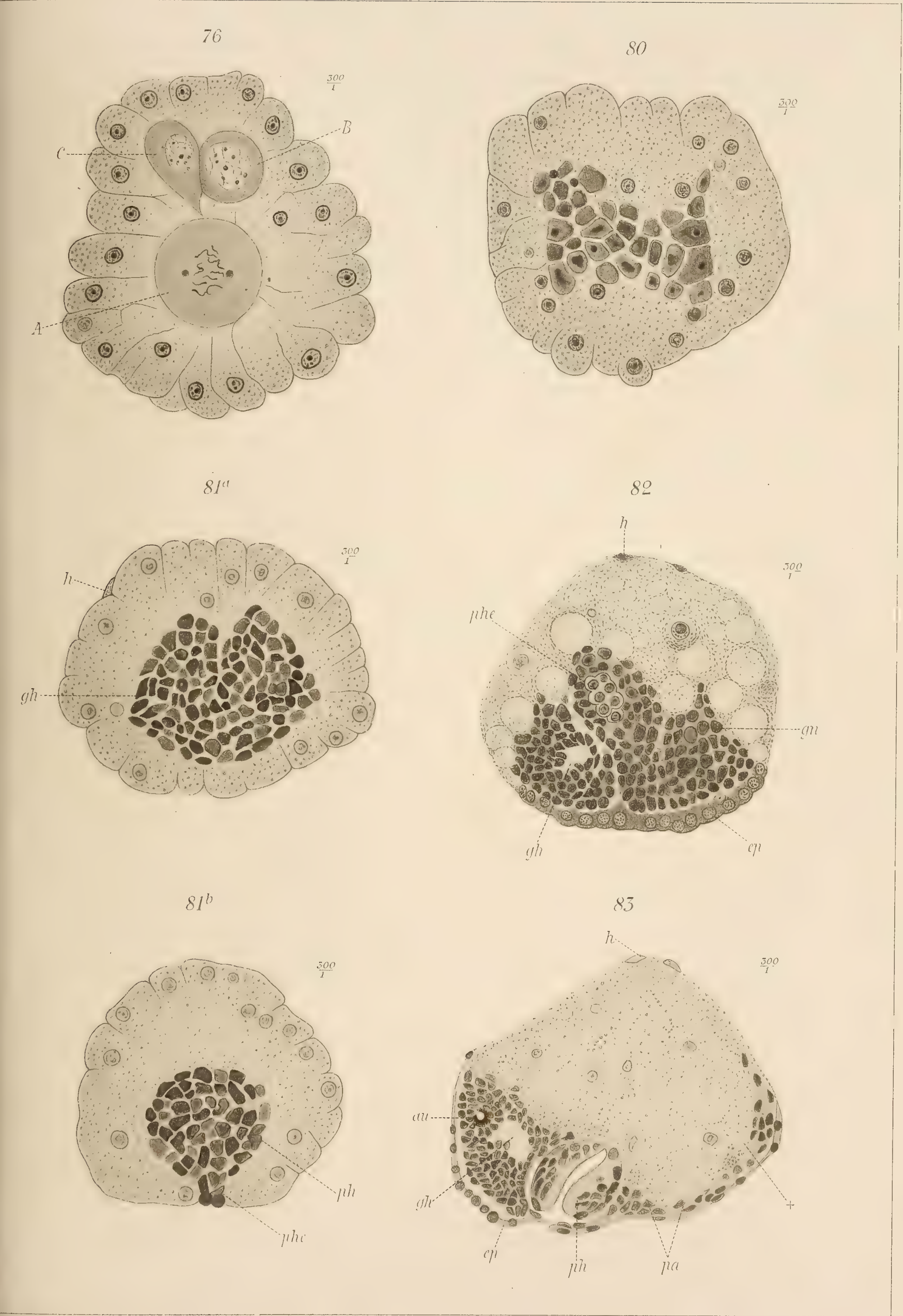

69a
350/1
d
rd
69e
ph
ep
d
69b
69f
ph
ep
h
69c
ep
gh
h
69g
ph
ep
h
69d
ep
h
69h
gn
ep

lingua.



Mesostomum lingua.


73
20/1
75
A
B
d
s
74
35/1
a
b
30/1
c
77
78
79
300/1
78



Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt a/M.

girardi

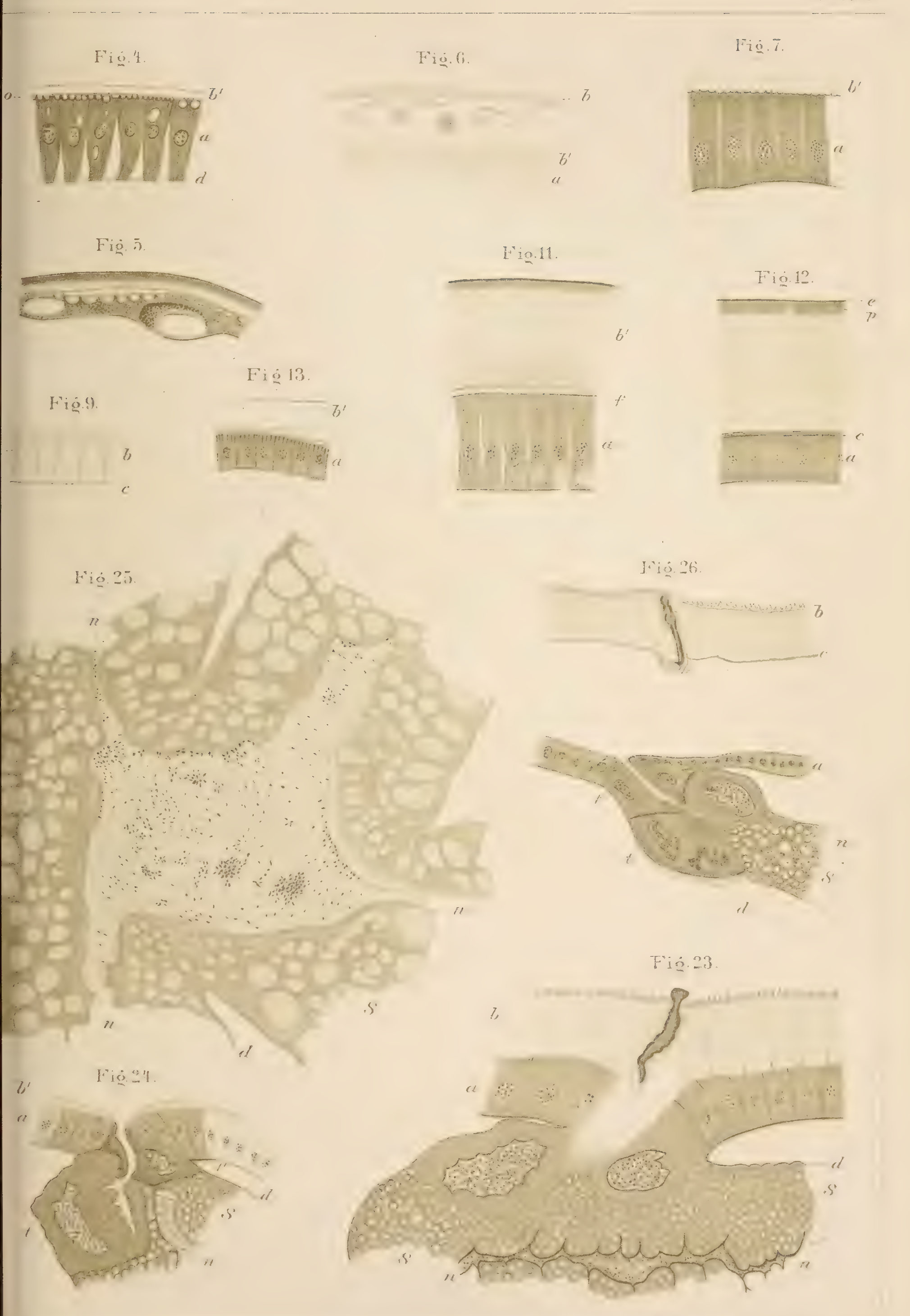


Verlag von Wilhelm Engelmann, Leipzig

Plagiostomum girardi



Fig.1.
b
c
c'
f
b'
a
d
Fig.2.
b
c
Fig.3.
a
b
c
Fig.8.
Fig.10.
f
Fig.14.
Fig.15.
Fig.16.
b
a
t
s
Fig.17.
b
a
t
s
Fig.20.
b
b'
a
t'
t
s
Fig.21.
n
s
Fig.18.
b
a
t'
t
s
Fig.19.
b
d
t
s
Fig.22.
b
a
s



Kgl. Univers. Druckerei v. H. Stürtz, Würzburg.



Kgl. Univers. Druckerei v. H. Stürtz, Würzburg.

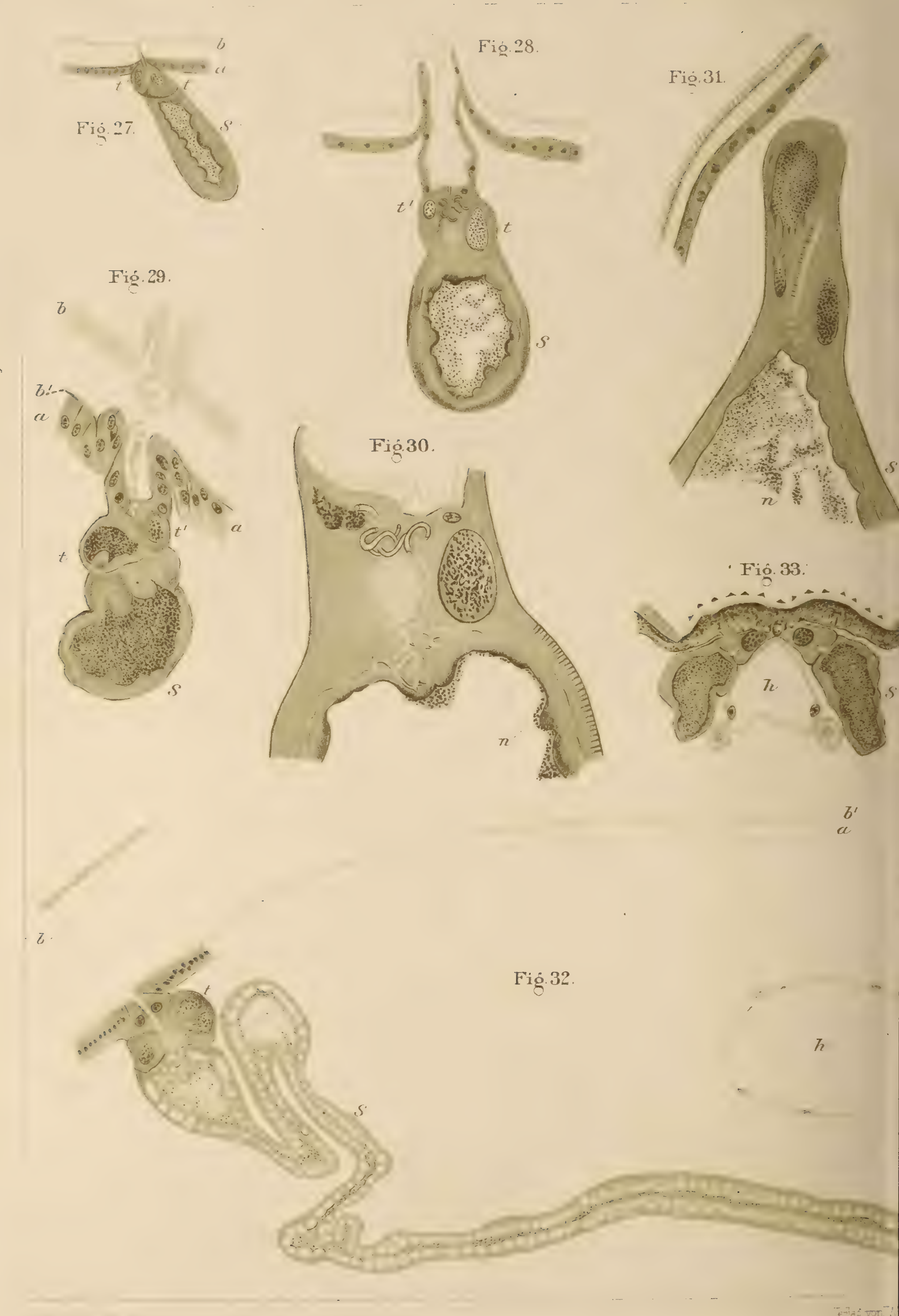
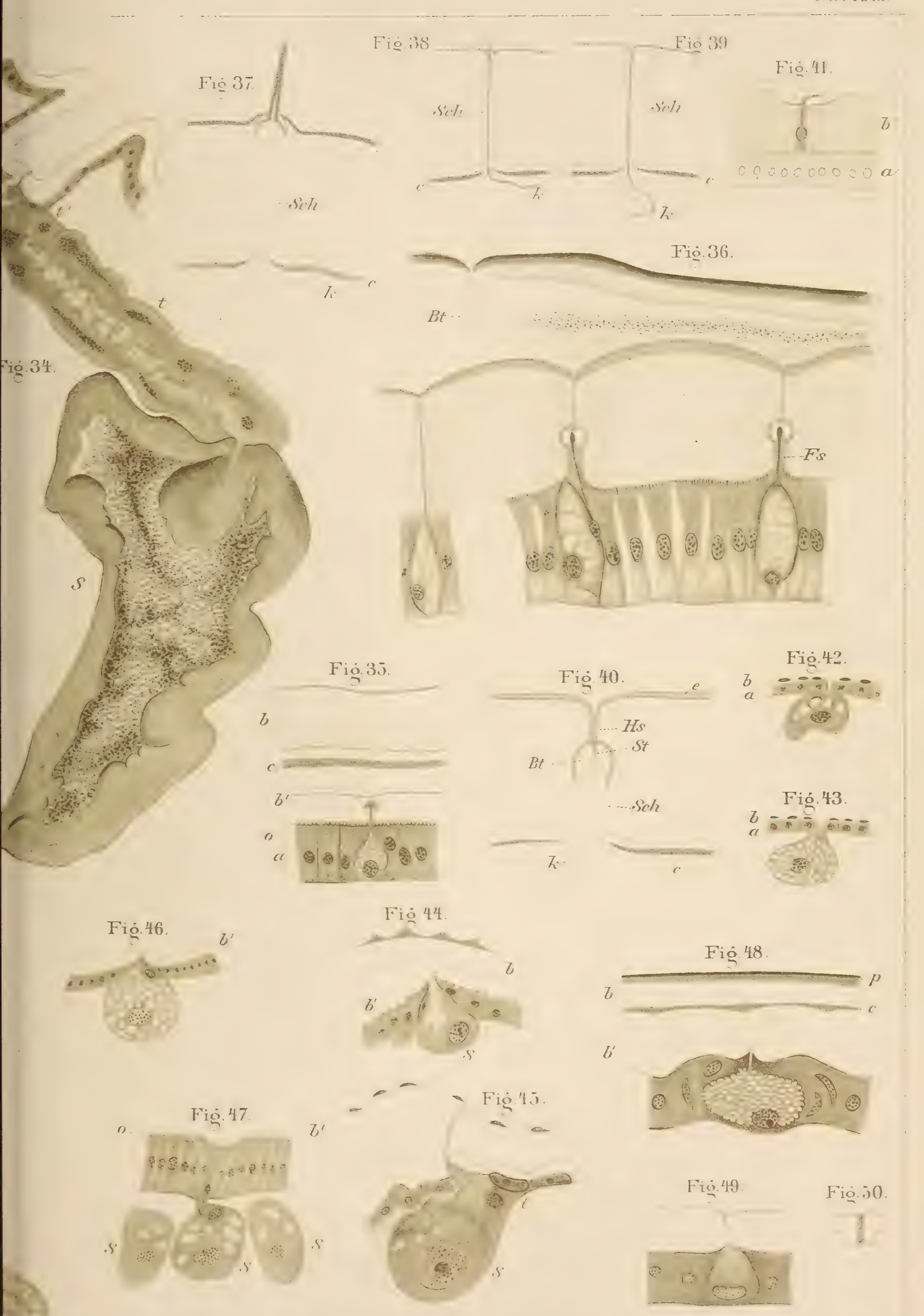


Fig. 27.
b
a
t'
t
s
Fig. 28.
t'
t
s
Fig. 29.
b
b'
a
a
t'
t
s
Fig. 30.
n
Fig. 31.
s
n
Fig. 33.
h
s
b'
a
b
Fig. 32.
t
s
h



Kgl. Univers. Druckerei v. H. Stürtz, Würzburg.

Fig 27

Fig 28

Fig 29

Fig 30.

Fig 31

Fig 32

Fig 33

Fig 34

Fig 35.

Fig 36

Fig 37

Fig 38

Fig 39

Fig 40

Fig 41

Fig 42

Fig 43

Fig 44

Fig 45

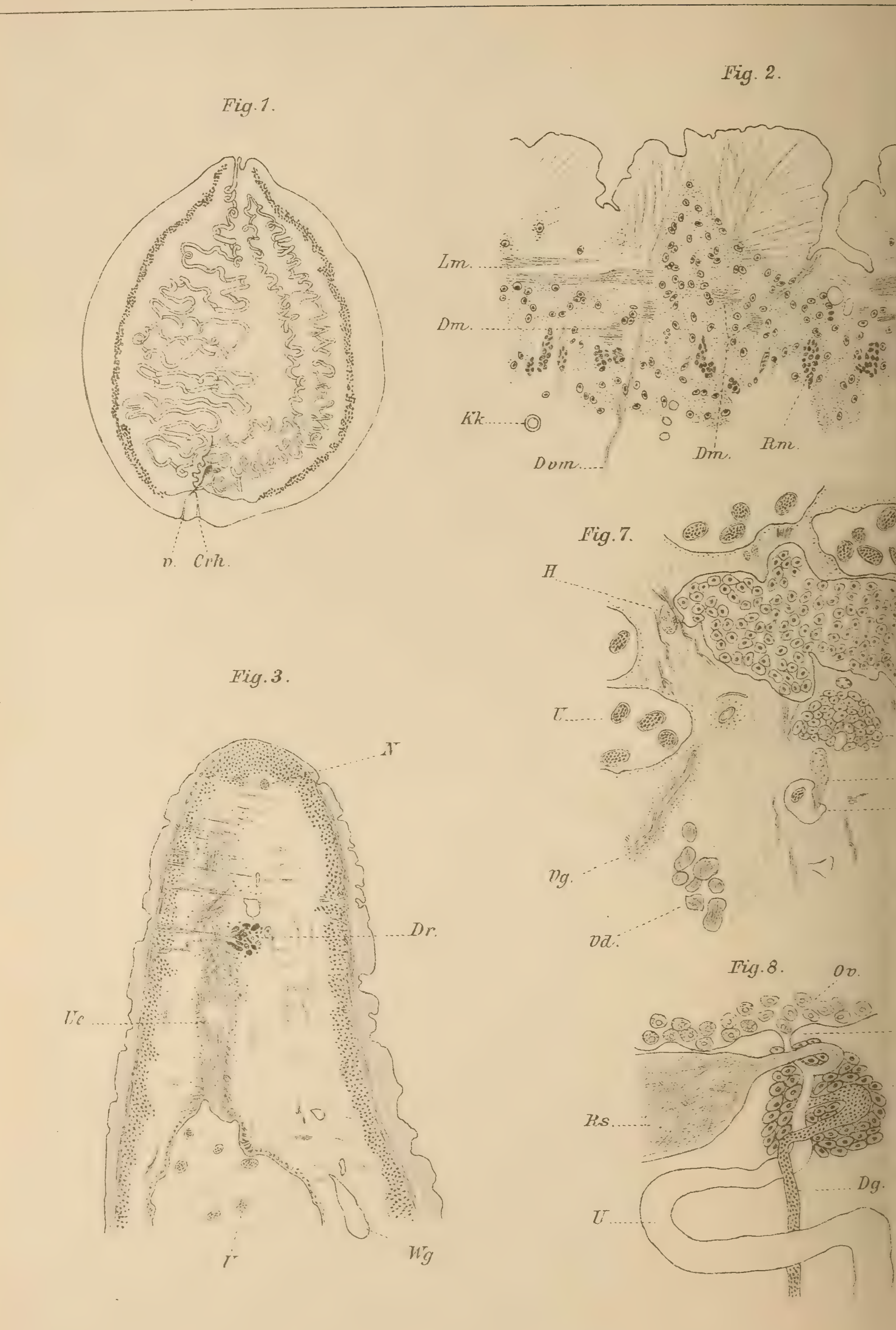
Fig 46

Fig 47

Fig 48

Fig 49

Fig 50


Fig. 1.
v.
Crh.
Fig. 2.
Lm.
Dm.
Kk.
Dvm.
Dm.
Rm.
Fig. 3.
N
Dr.
Uc
U
Wg
Fig. 7.
H
U
Vg.
Vd.
Fig. 8.
Ov.
Rs.
Dg.
U

John del.

Fig. 5.

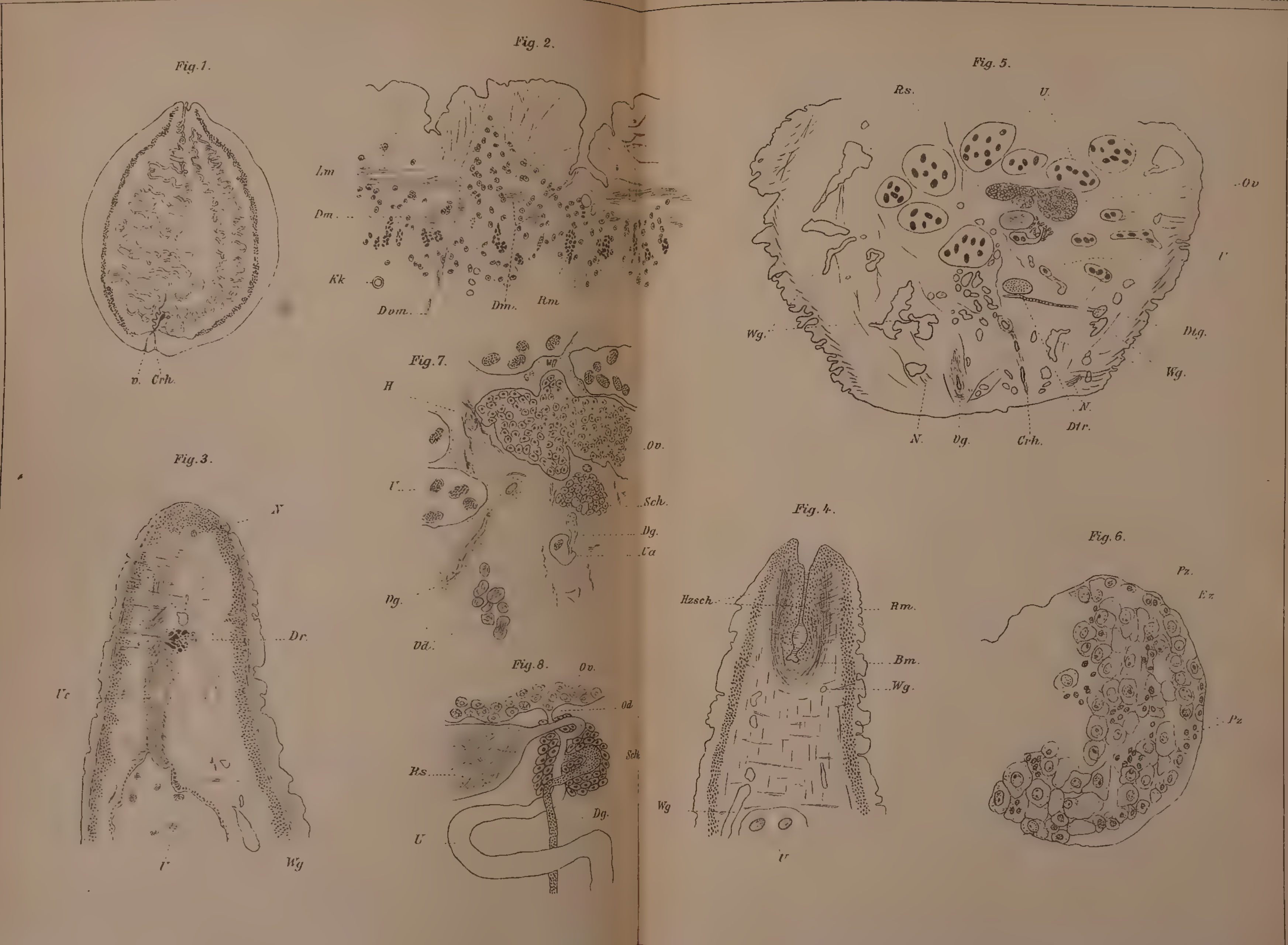


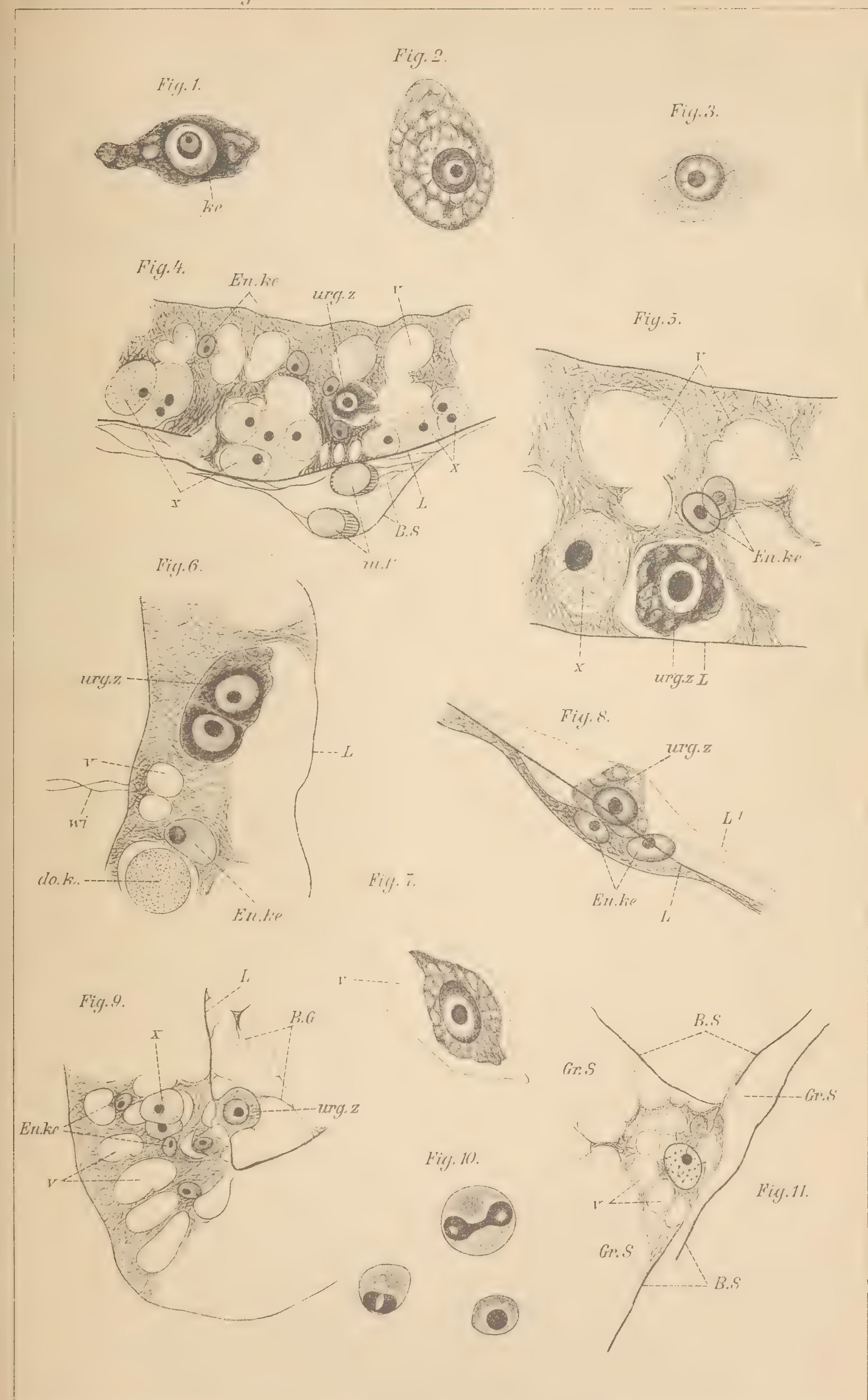
Fig. 4.

Hzsch
Rm.
Bm.
Wg.
Wg.
U

Fig. 6.

Pz.
Ez.
Pz.


Fig. 1.
v.
Crh.
Fig. 2.
Lm
Dm.
Kk
Dvm.
Dm.
Rm
Fig. 3.
N
Dr.
Vc
V
Wg
Fig. 7.
H
Ov.
U.
Sch.
Dg.
Va
Dg.
Od.
Fig. 8.
Ov.
Od
Sch
Rs
Dg.
U
Wg
Fig. 5.
Rs.
U.
Ov
U
Wg.
Dtg.
Wg.
N.
Dtr.
N.
Vg.
Crh.
Fig. 4.
Hzsch.
Rm.
Bm.
Wg.
U
Fig. 6.
Pz.
Ez
Pz



K. C. Schneider gez.
Lith. Anst. Julius Klinkhardt, Leipzig

1.

x
c
y
LM
TM
EZ

2.

c
PK
EZ

8.

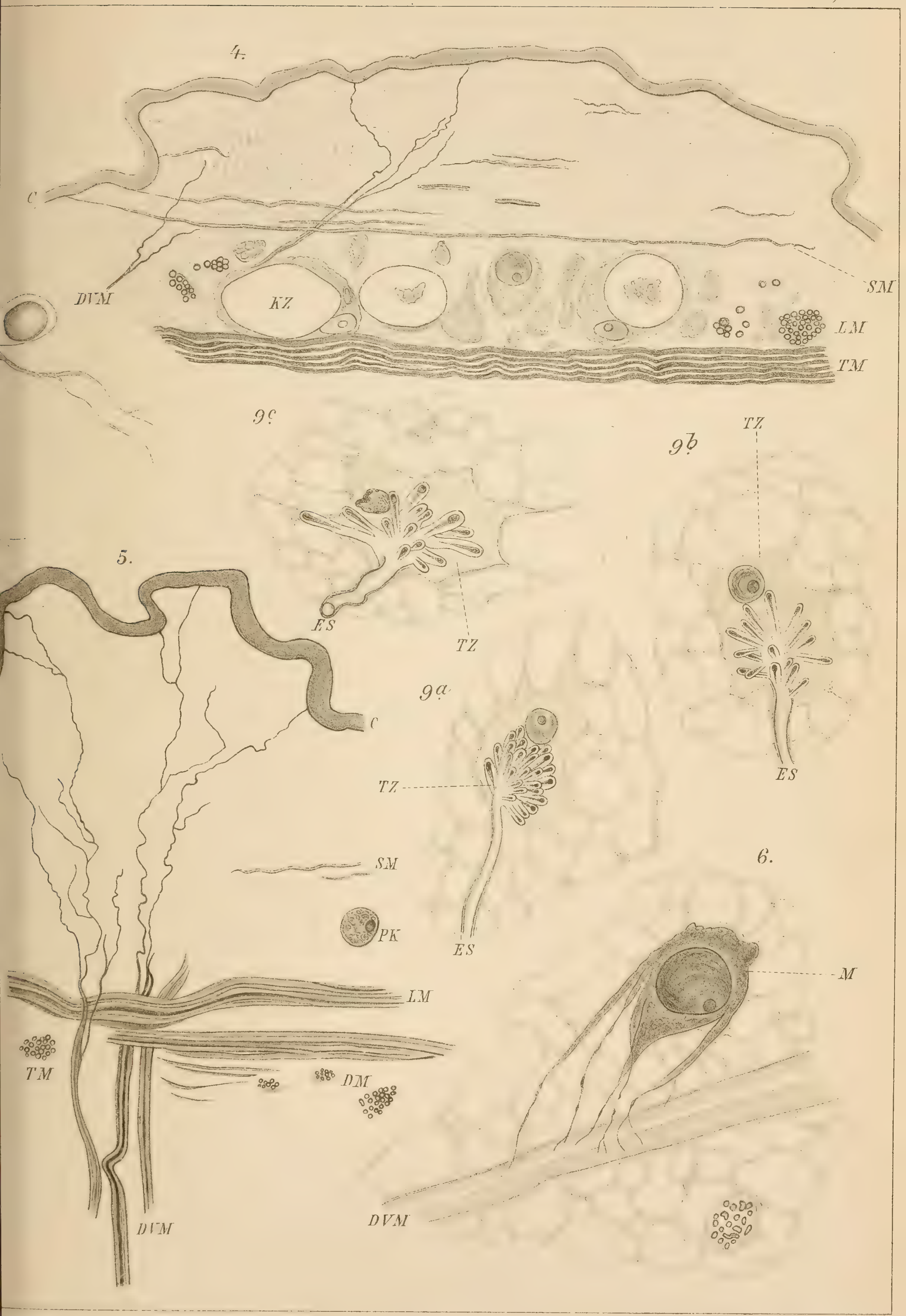
7.

PZ

3.

SM
PK
LM
FEZ
EZ
c
TM
DM

Verlag v. Wilheln



mann in Leipzig.
Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig

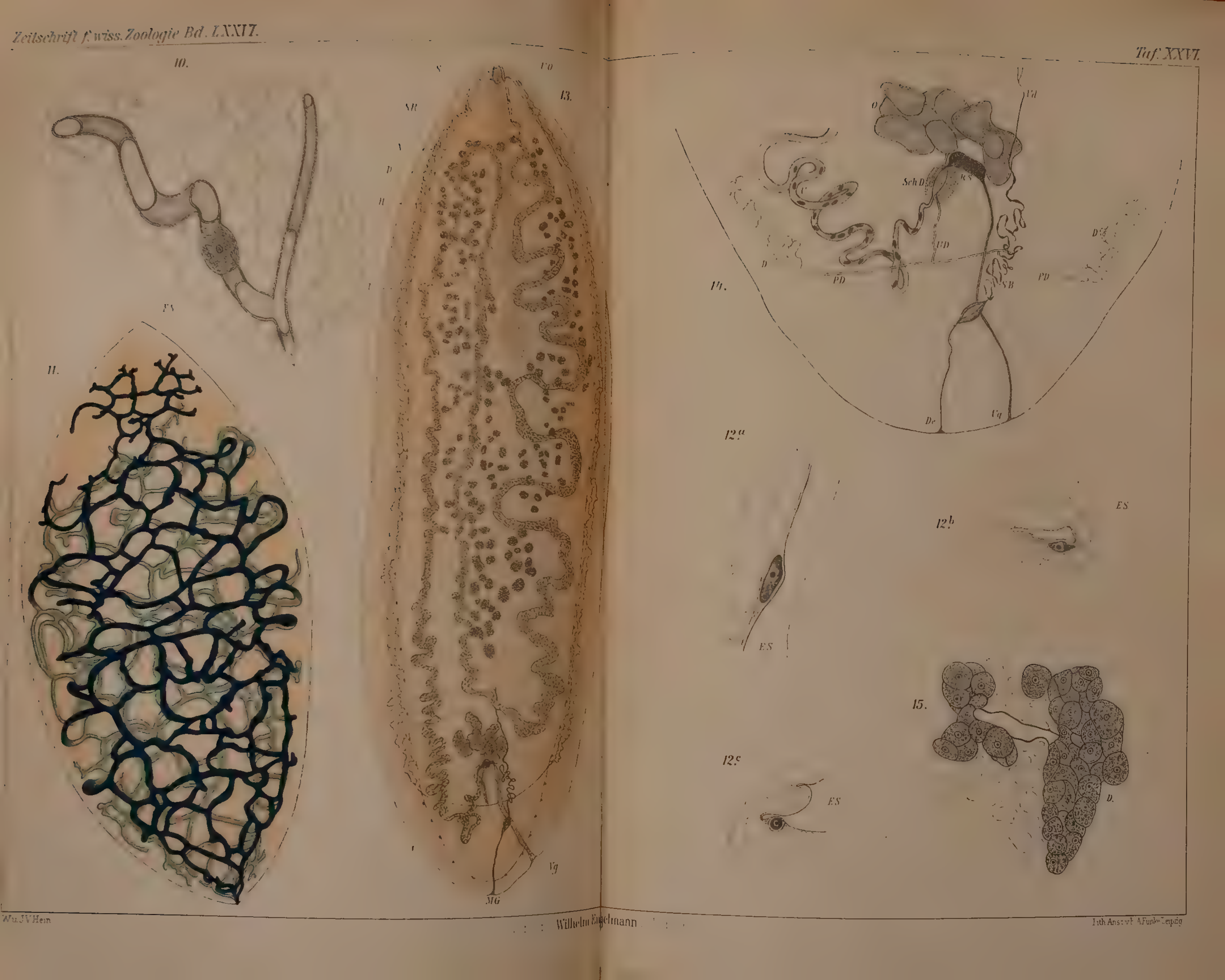


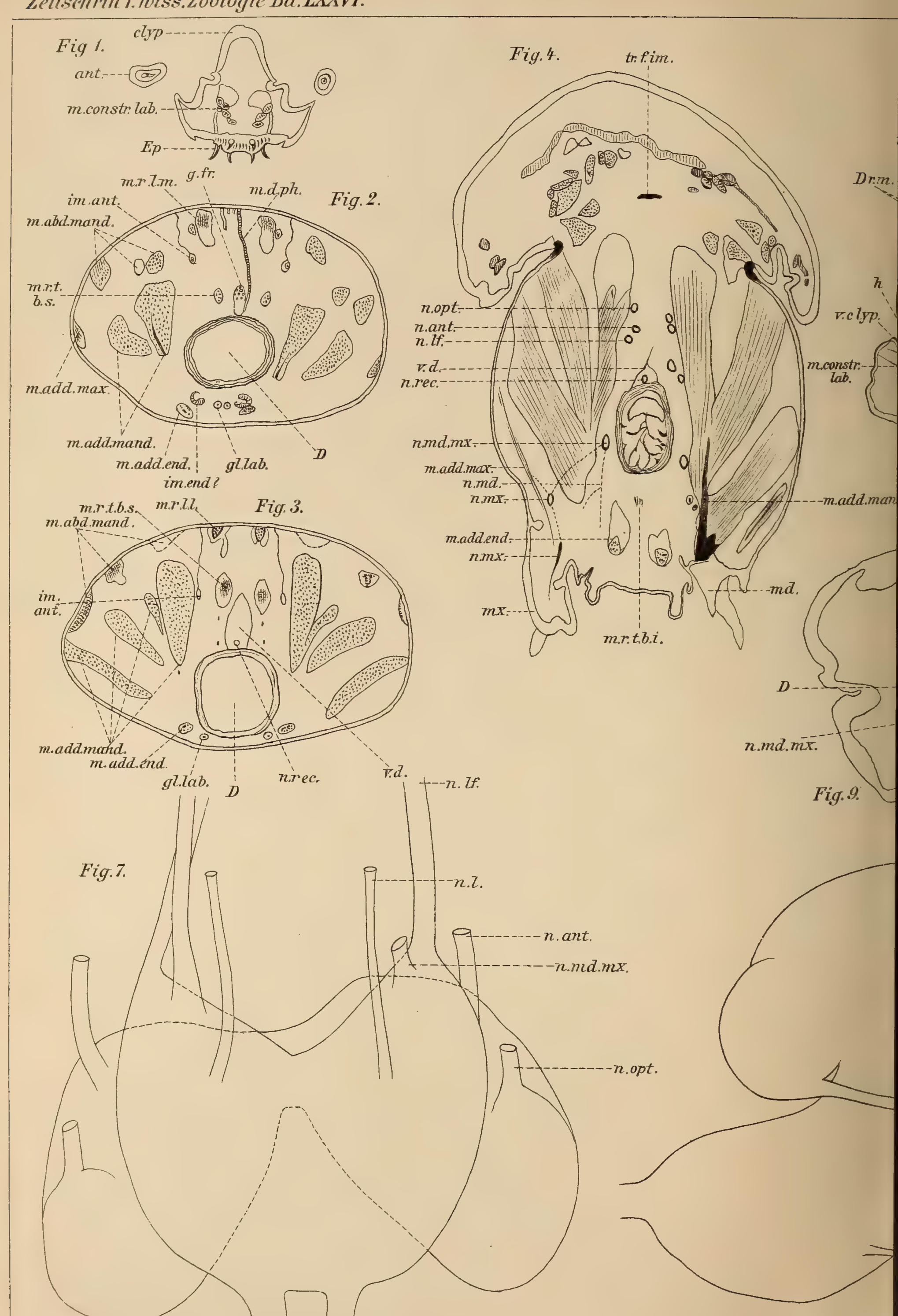
Verlag v Wilhelm Engelmann in Leipzig
Lith Anst v E.A.Funke Leipzig



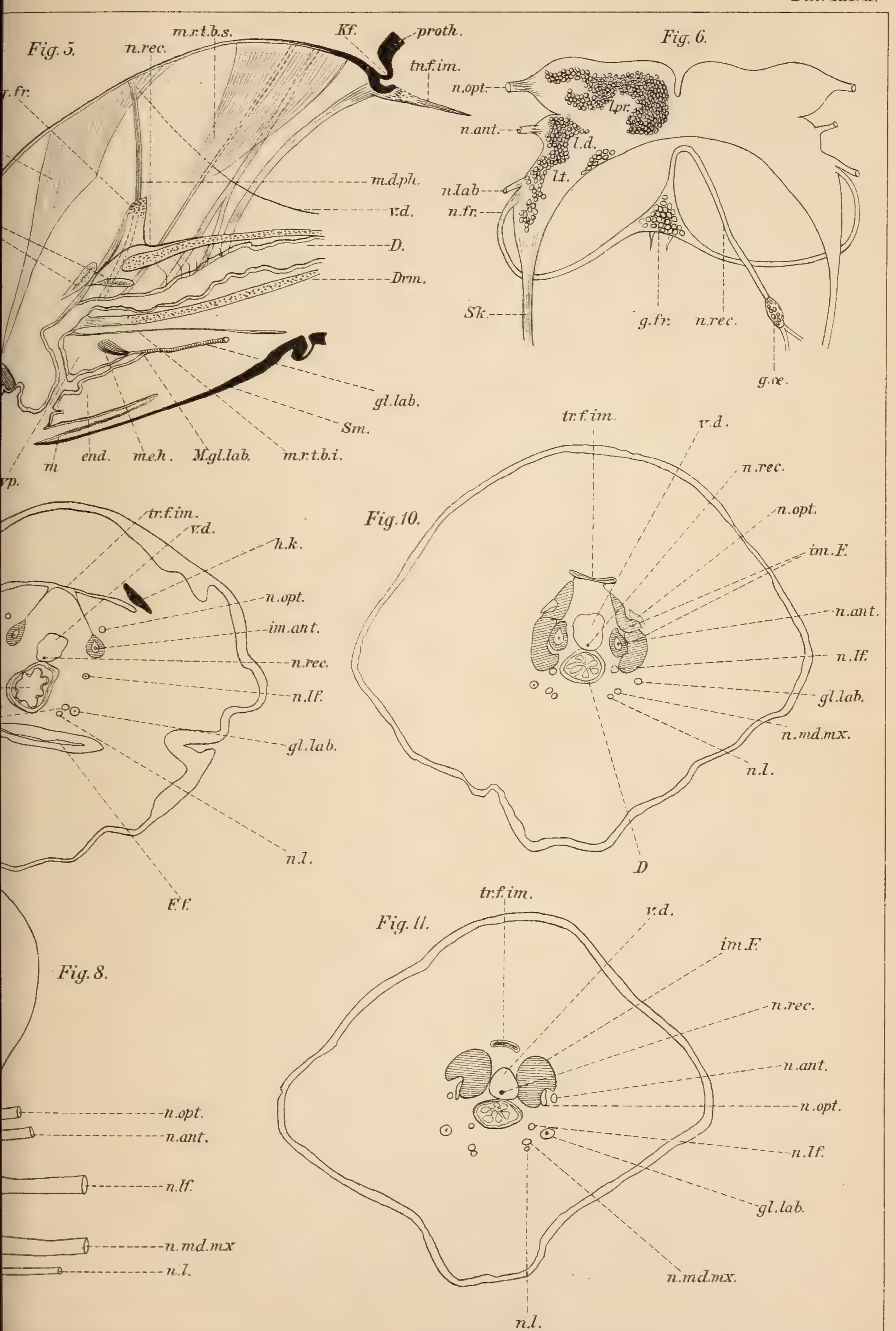
10.
E.S.
11.
S.
U.O.
13.
S.R.
N.
D.
H.
U.
Vg
MG


14.
O.
Va
Sch.D.
R.S.
U.
WD.
D
D
PD.
PD
S.B
De
Vg
12.a
E.S.
12.b
E.S.
12.c
E.S.
15.
D.

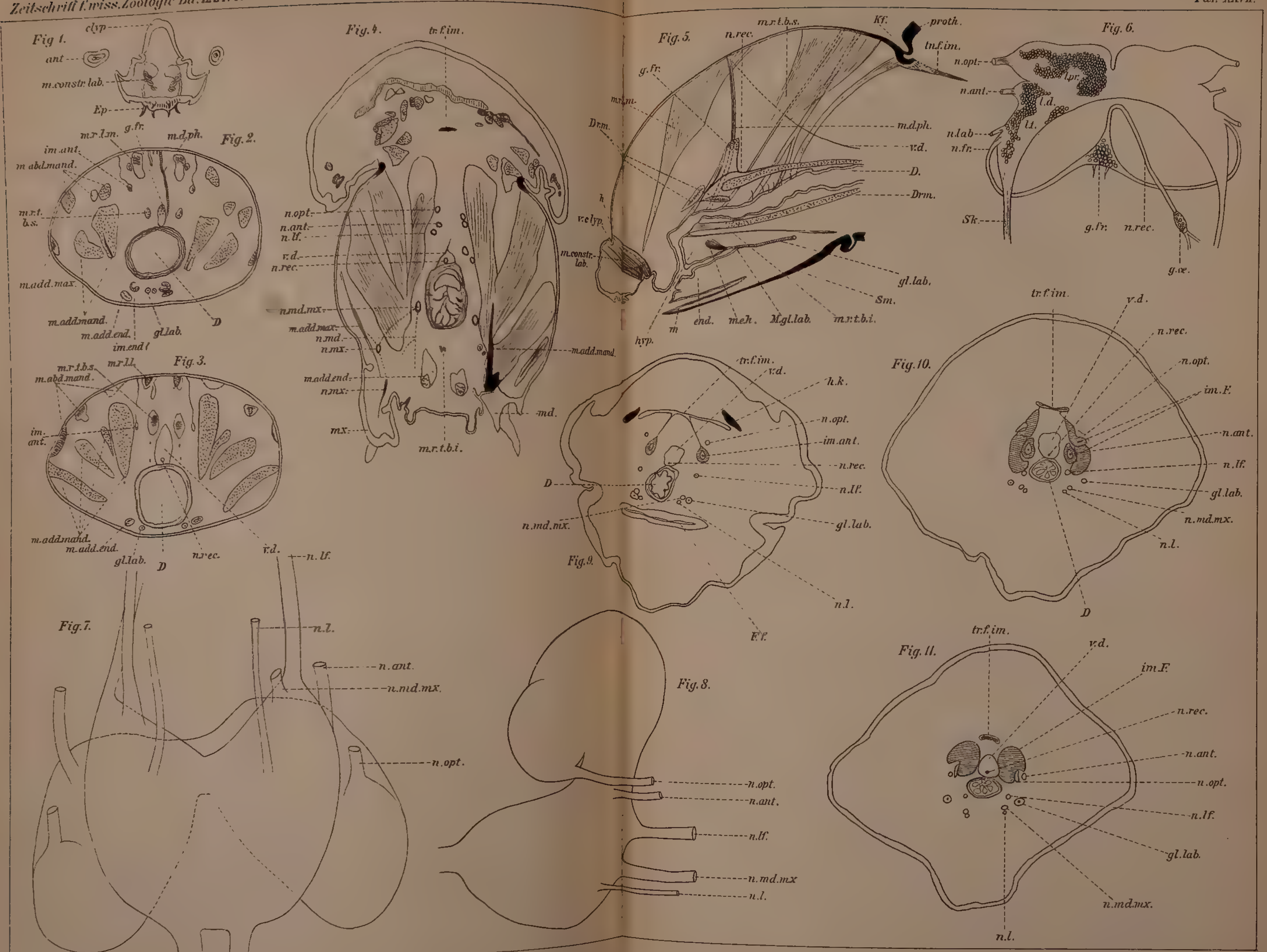

10.
11.
13.
14.
12.a
12.b
12.c
15.
FS
SR
VO
Vg
MG
O
Vd
Sch D
KS
PD
D
SB
De
ES
D.



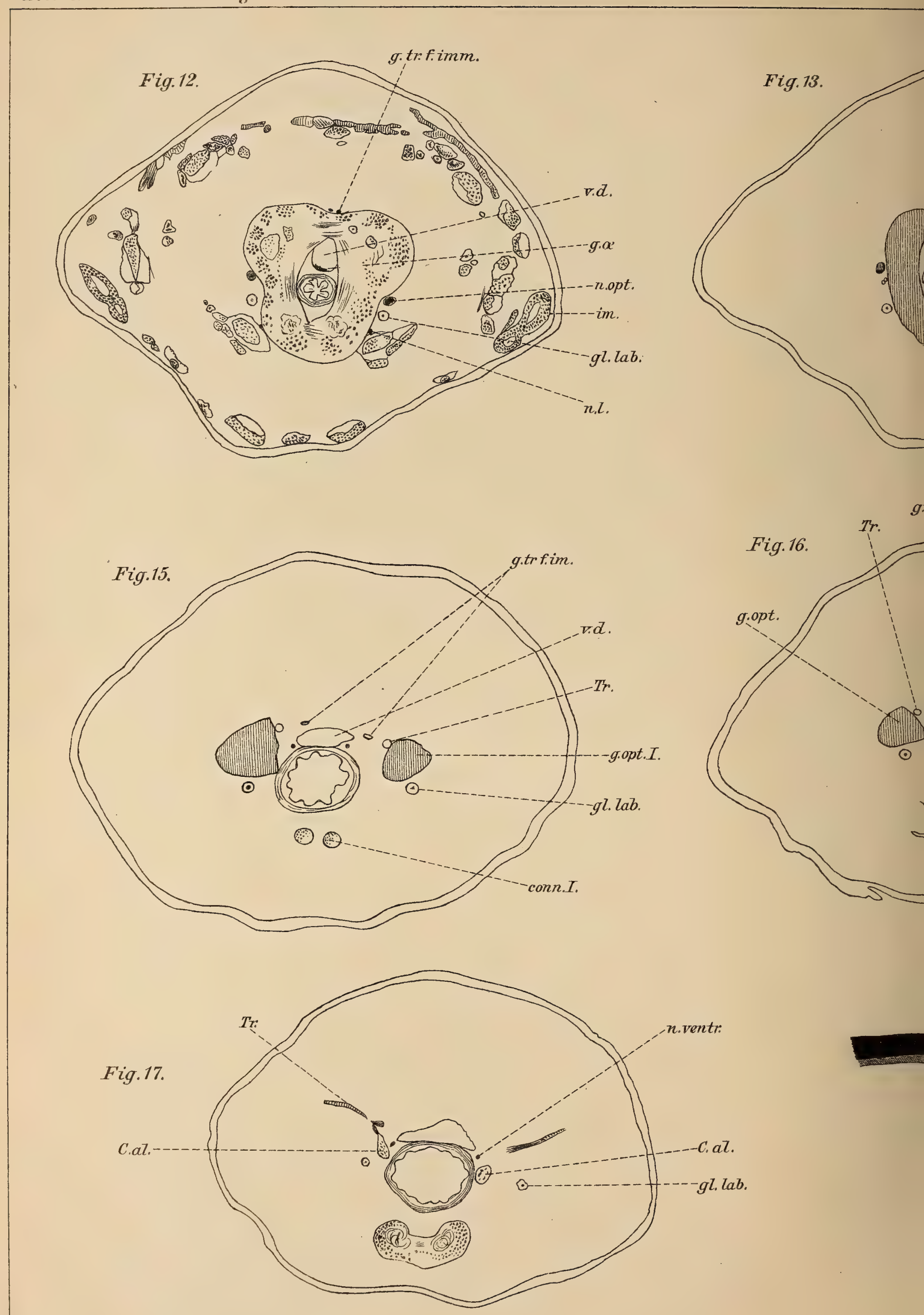
N. Holmgren gez.



Lith. Anst. Julius Klinkhardt Leipzig.

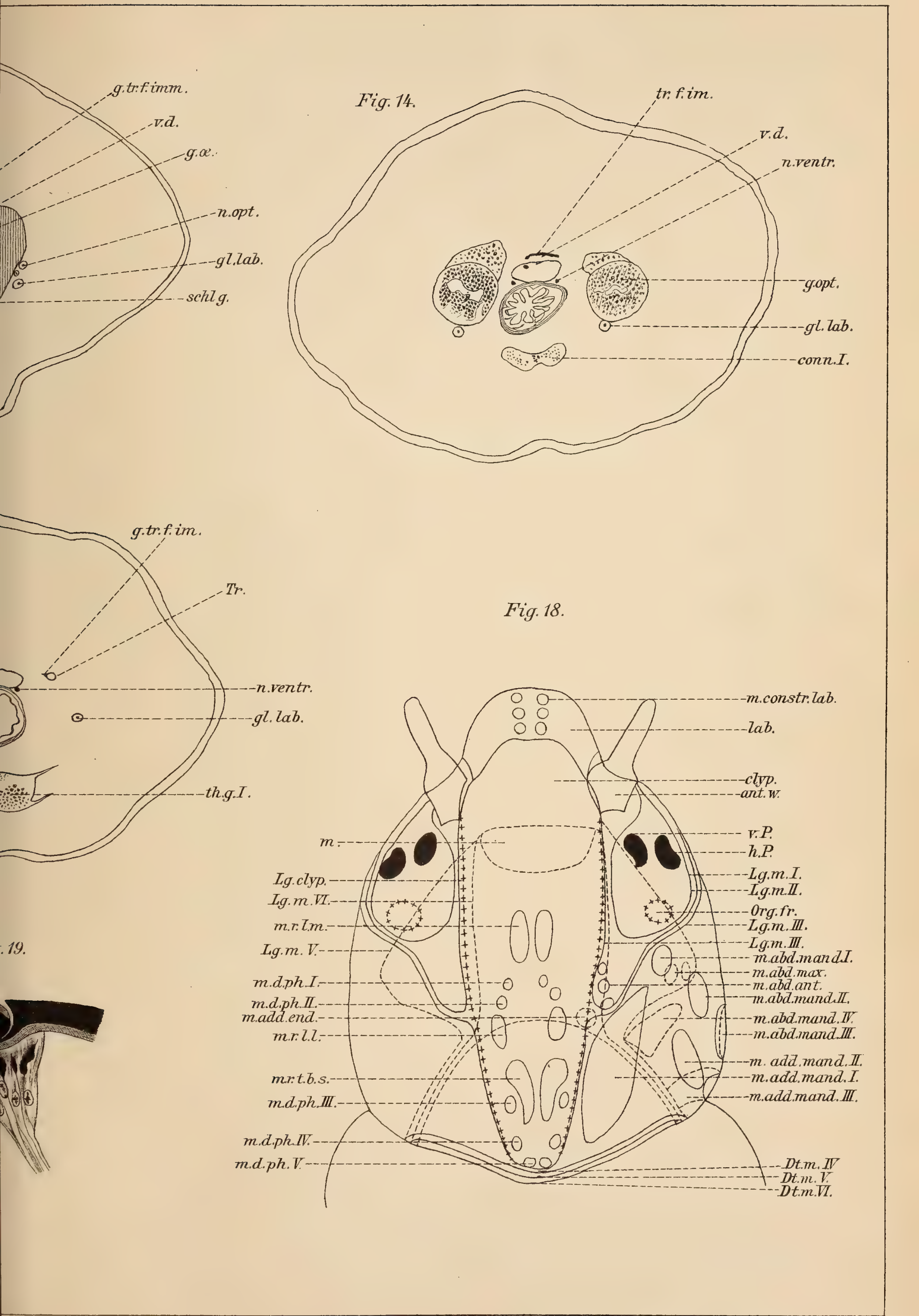


N. Holmgren gez. Verlag von Wilhelm Engelmann in Leipzig. Lith. Anst. Julius Klinkhardt, Leipzig.



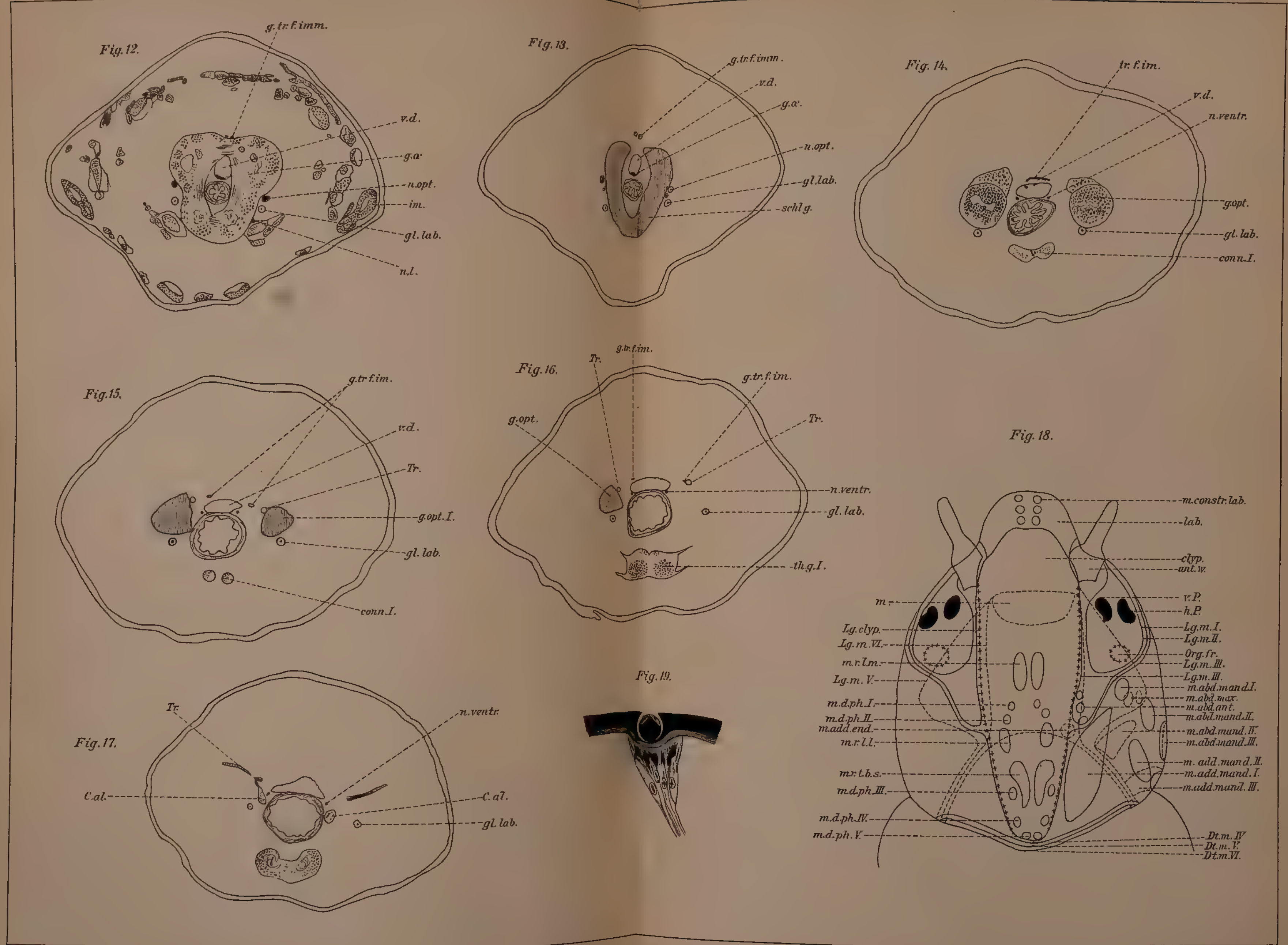
N. Holmgren gez.

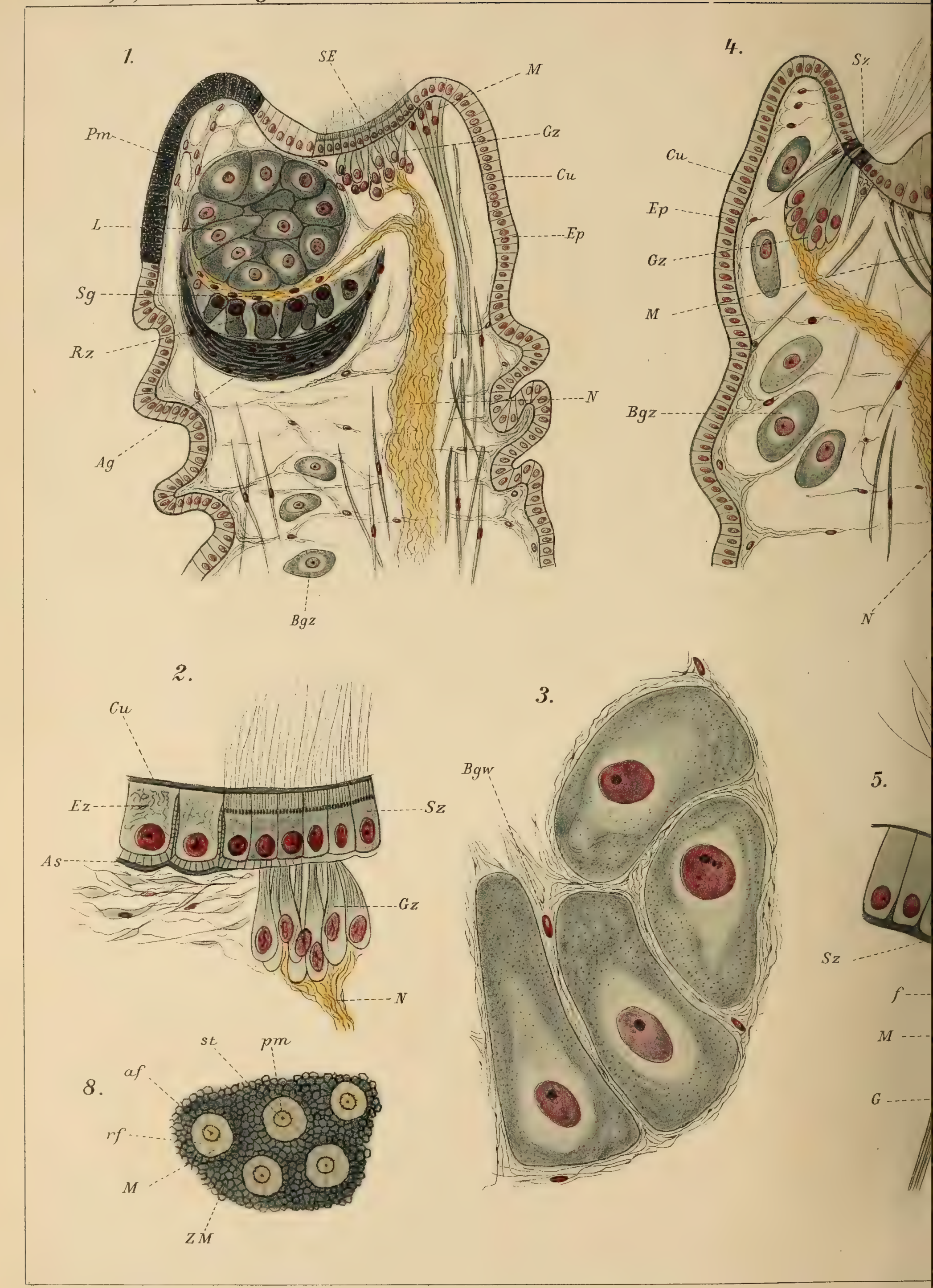
Verlag von Wilhel



Lith. Anst. Julius Klinkhardt, Leipzig.

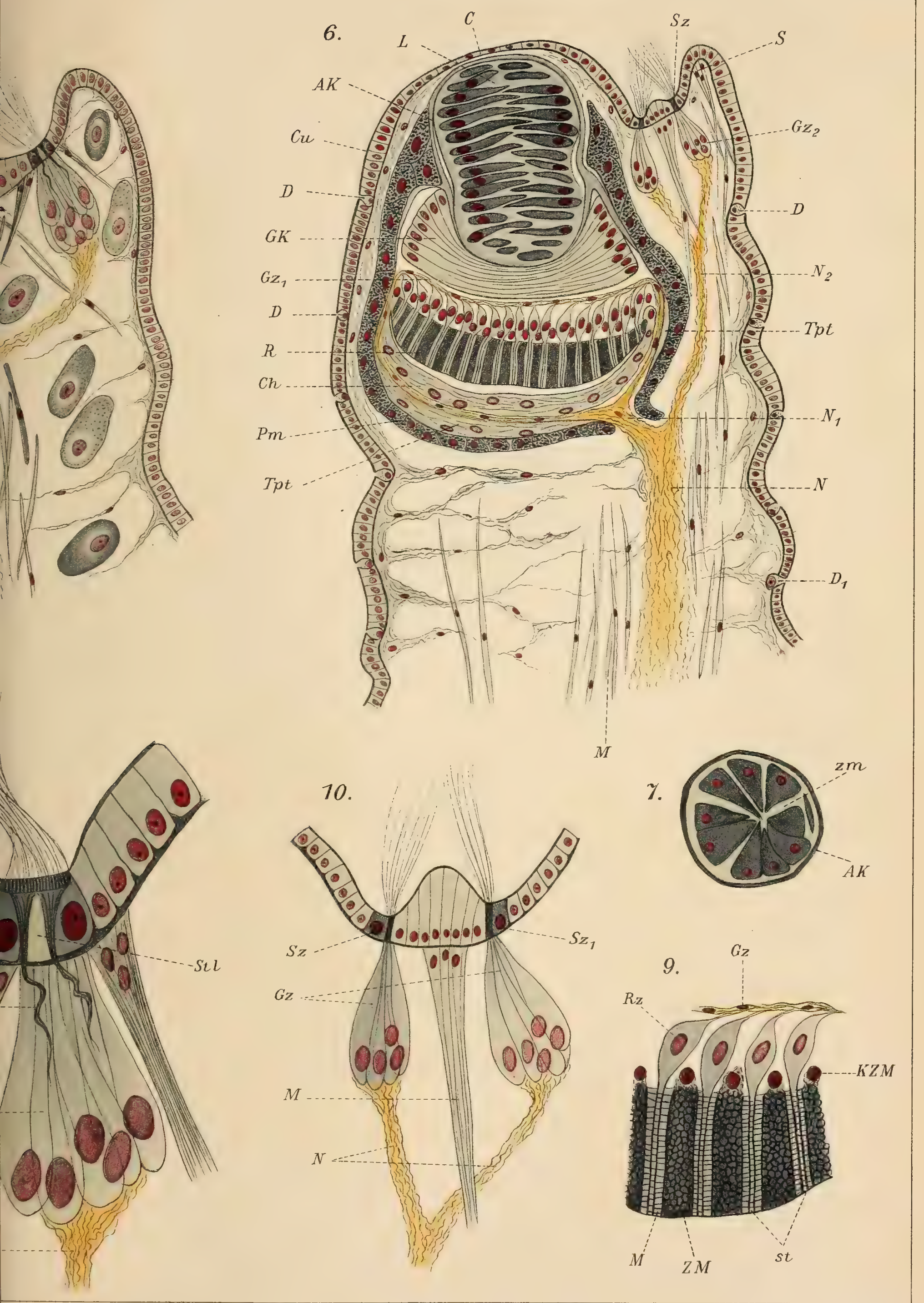
ann in Leipzig


Fig. 12.
g. tr. f. imm.
v. d.
g. α.
n. opt.
im.
gl. lab.
n. l.
Fig. 13.
g. tr. f. imm.
v. d.
g. α.
n. opt.
gl. lab.
schl. g.
Fig. 14.
tr. f. im.
v. d.
n. ventr.
g. opt.
gl. lab.
conn. I.
Fig. 15.
g. tr. f. im.
v. d.
Tr.
g. opt. I.
gl. lab.
conn. I.
Fig. 16.
Tr.
g. tr. f. im.
g. opt.
g. tr. f. im.
Tr.
n. ventr.
gl. lab.
th. g. I.
Fig. 17.
Tr.
n. ventr.
C. al.
C. al.
gl. lab.
Fig. 18.
m. constr. lab.
lab.
clyp.
ant. w.
v. P.
h. P.
m.
Lg. m. I.
Lg. m. II.
Lg. clyp.
Lg. m. VI.
Org. fr.
m. r. l. m.
Lg. m. III.
Lg. m. V.
Lg. m. III.
m. abd. mand. I.
m. abd. max.
m. d. ph. I.
m. abd. ant.
m. d. ph. II.
m. abd. mand. II.
m. add. end.
m. abd. mand. IV.
m. r. l. l.
m. abd. mand. III.
m. add. mand. II.
m. r. t. b. s.
m. add. mand. I.
m. d. ph. III.
m. add. mand. III.
m. d. ph. IV.
m. d. ph. V.
Dt. m. IV.
Dt. m. V.
Dt. m. VI.
Fig. 19.



E. Zugmayer gez.

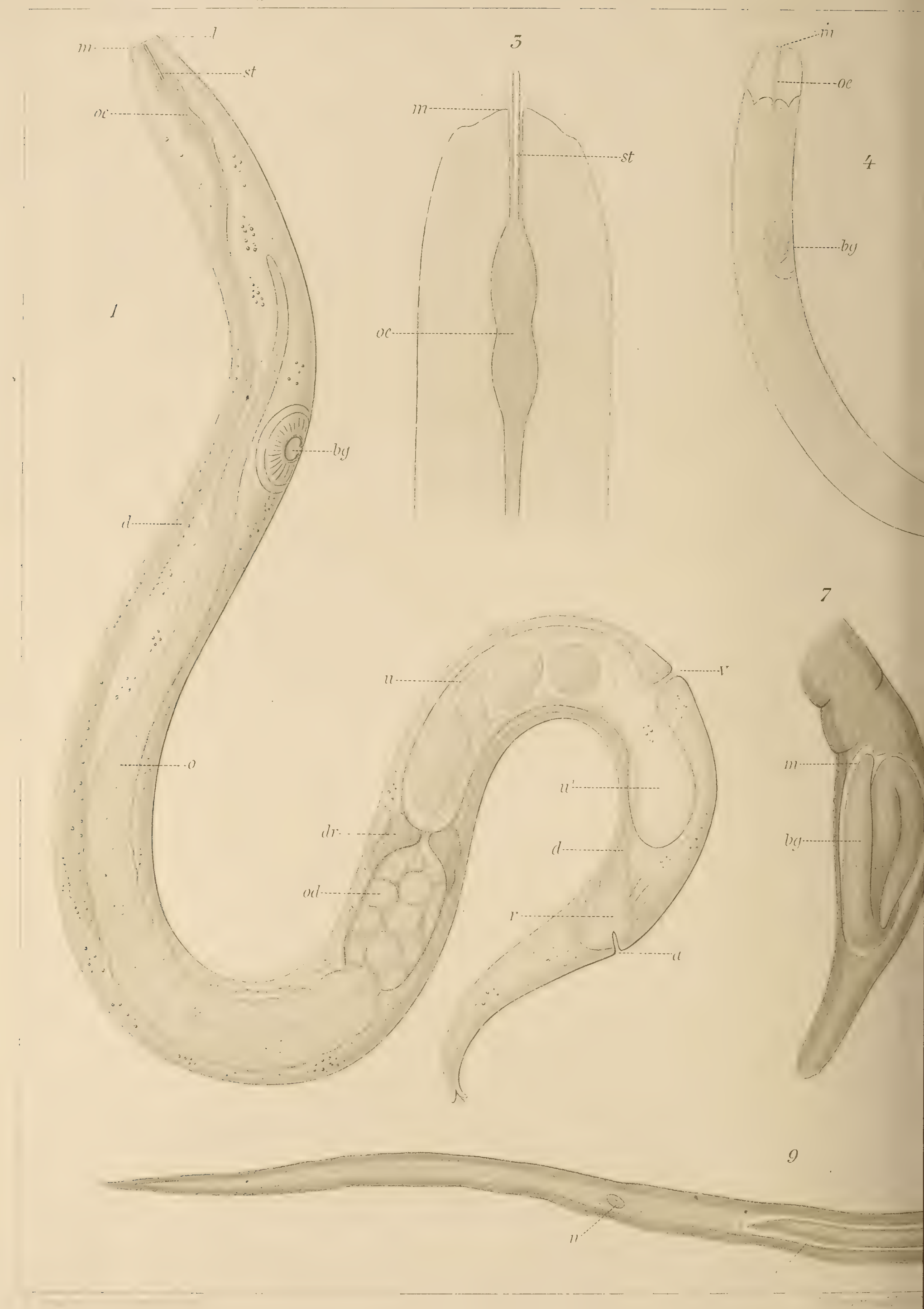
Verlag v. Wilhelm



mann in Leipzig.
Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig

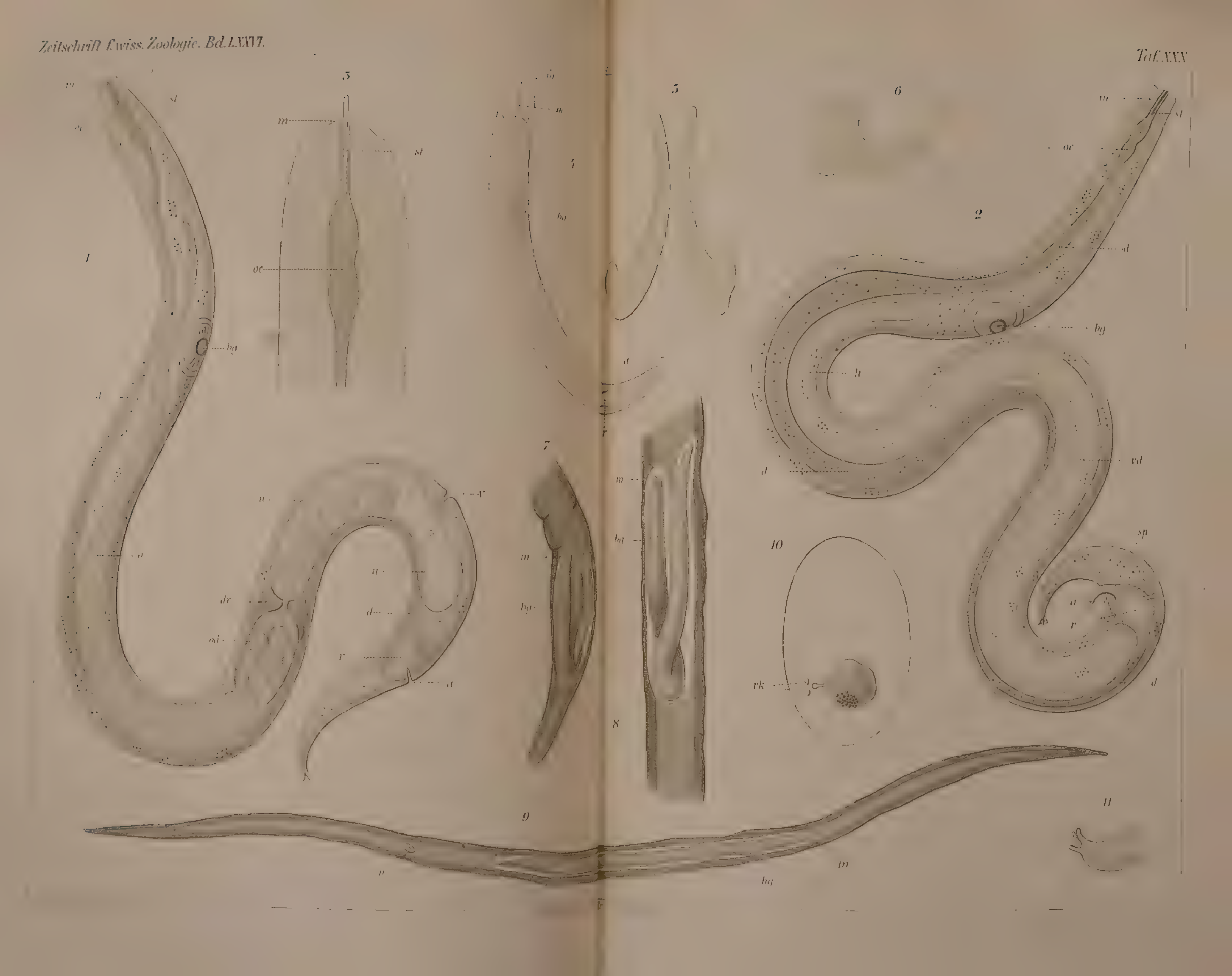


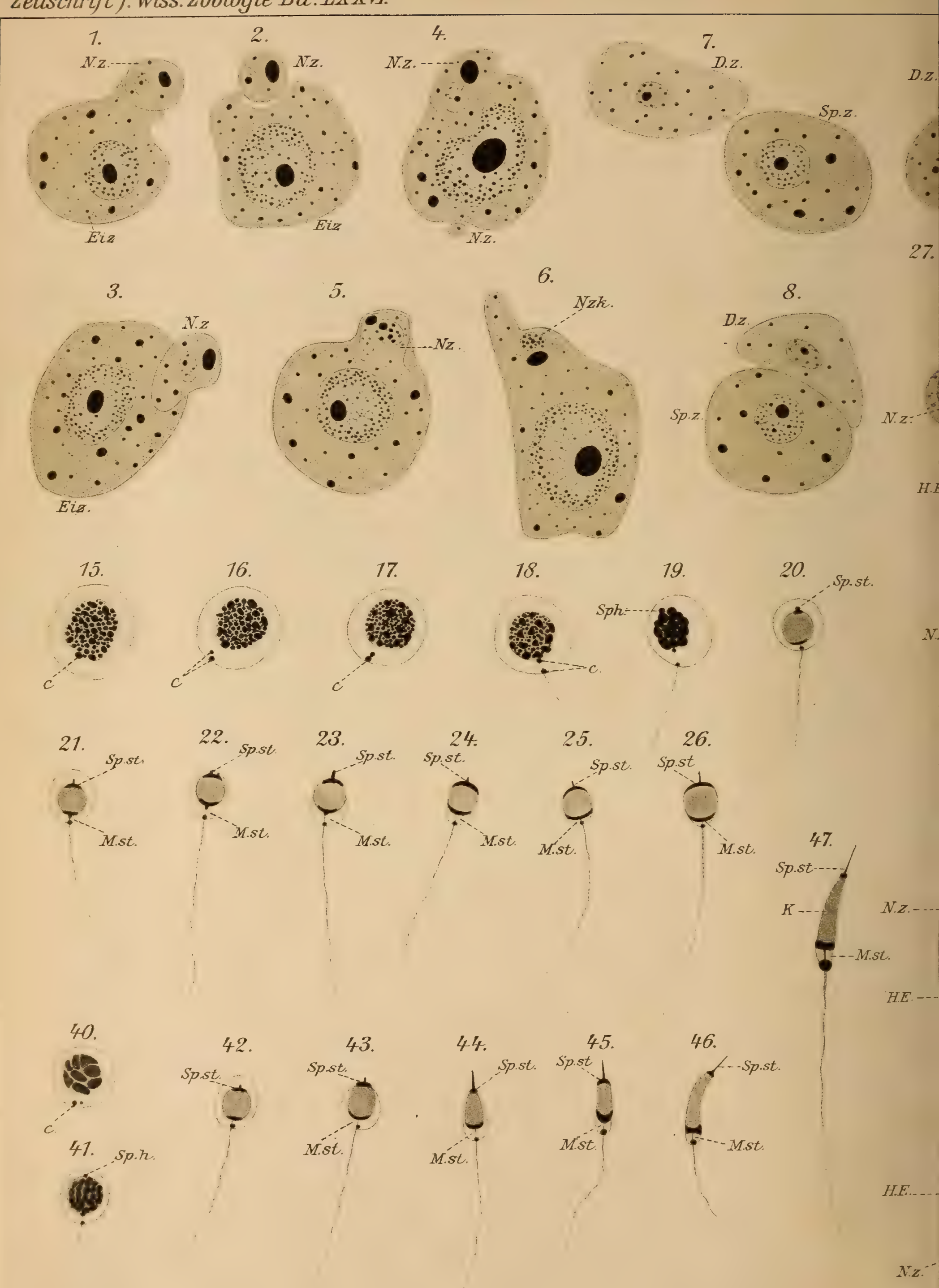
E Zugmayer gez.
Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig
Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig


1
m
l
st
oc
bg
d
o
3
m
st
oc
4
m
oc
bg
7
m
bg
u
v
u'
d
dr
od
r
a
9
n



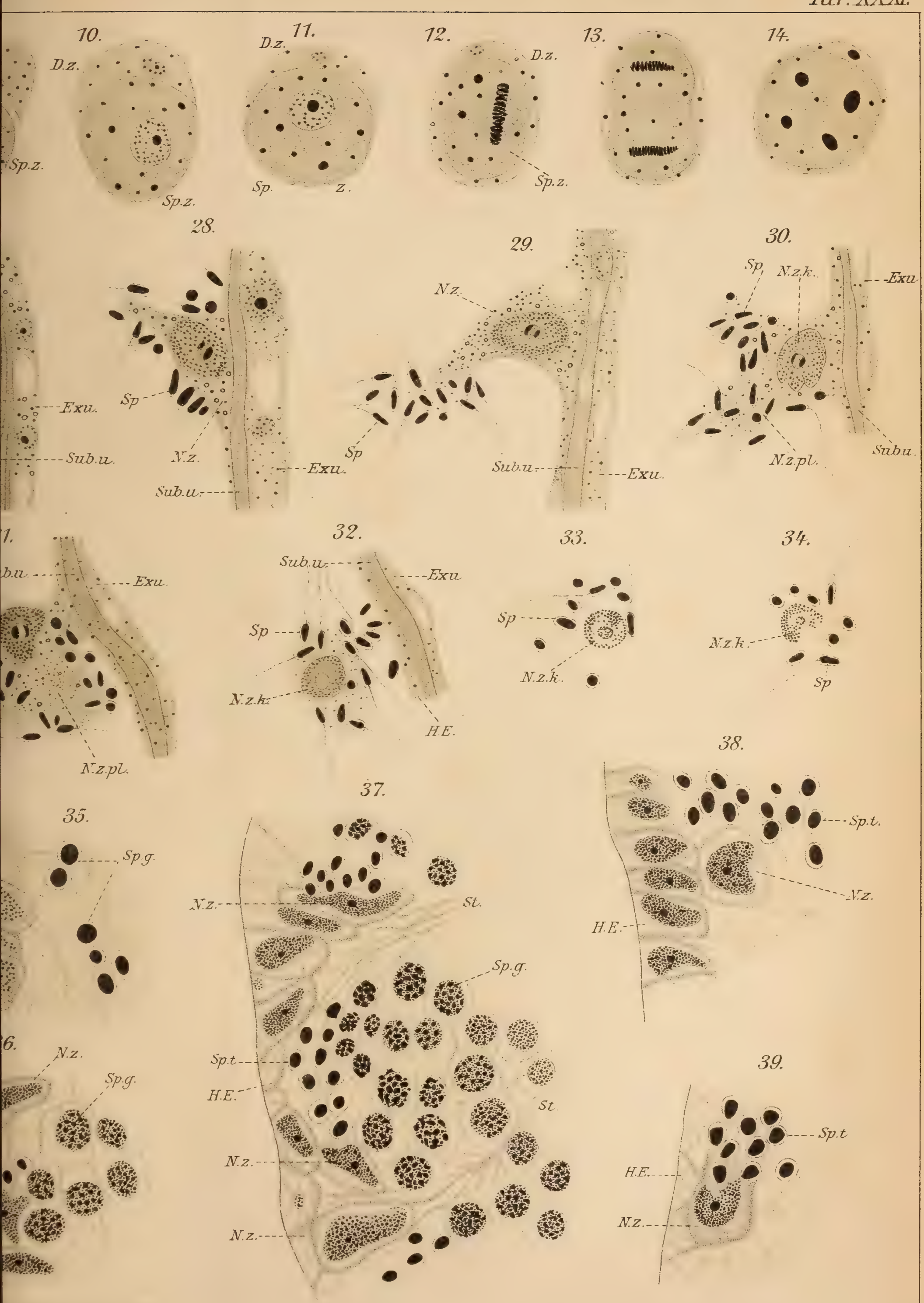
Lith. Anst. v. Werner & Winter, Frankfurt ºM.


1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
m
st
oe
bg
d
vd
sp
r
a
rk
dr
h



W. Görich del.

Verlag v. Wilhel

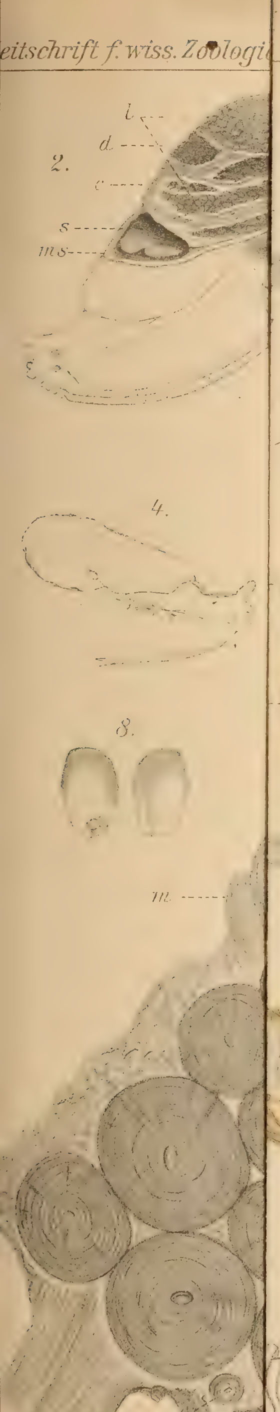


Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.

Gorich del.

Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig

Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig



19.
fl
ep
vd
at
g
od
vis
vp
p
rec
ospd
zg
ei

20.
vp
fl
ep
vp
at
od
p
g
rec
x
sch
vd
ospd
od

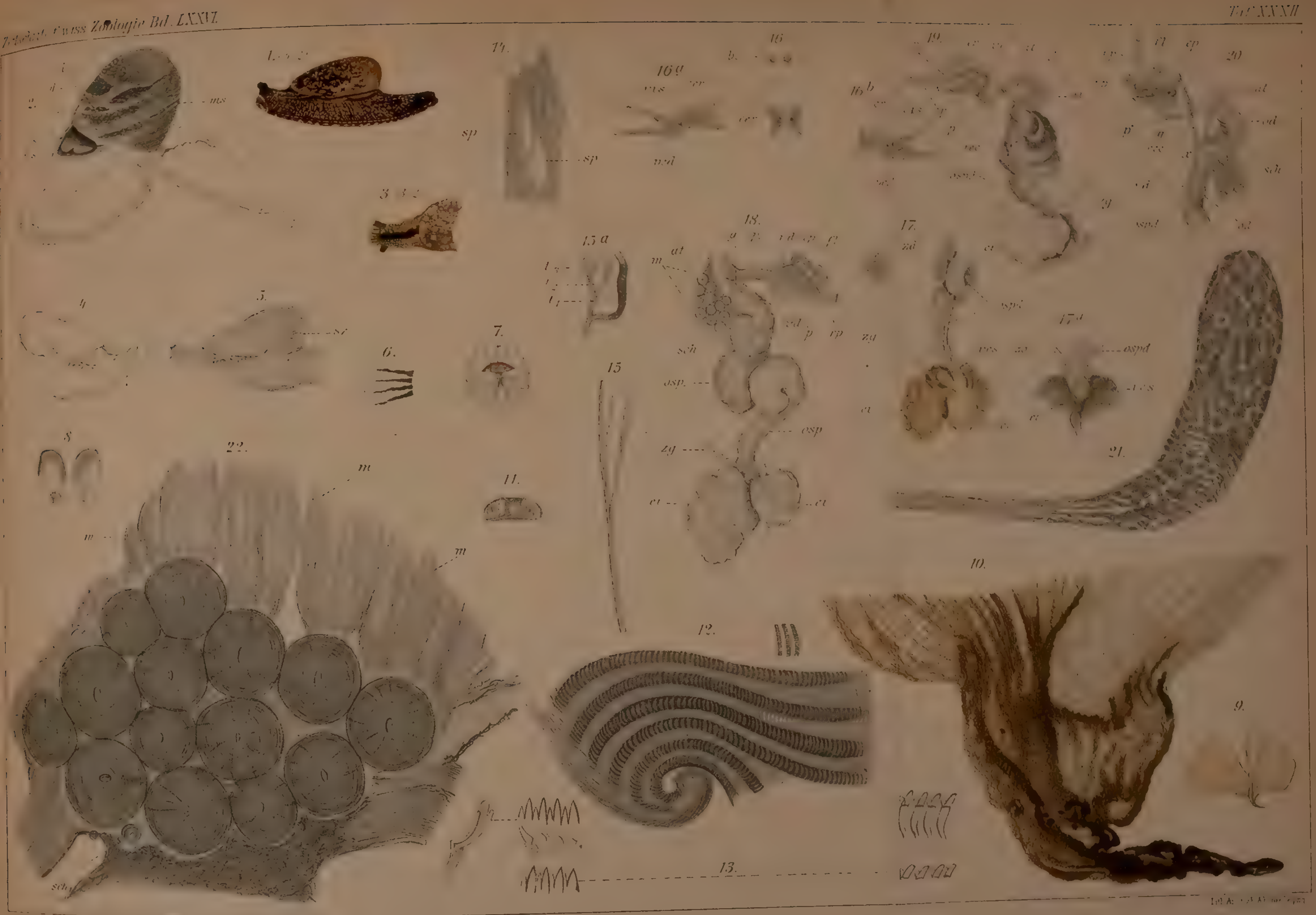
17.
zd
ospd
ves
ei

17.a
za
ospd
ves
ei

21.

10.

9.



Verlag v. Wilhelm Engelmann in Leipzig

Zeitschrift

für

WISSENSCHAFTLICHE ZOOLOGIE

begründet

von

Carl Theodor v. Siebold und Albert v. Kölliker

herausgegeben von

Albert v. Kölliker
Professor a. d. Universität zu Würzburg

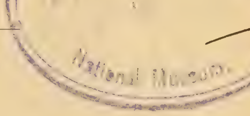
und

Ernst Ehlers
Professor a. d. Universität zu Göttingen

Sechsundsiebzigster Band

Erstes Heft

Mit 11 Tafeln und 18 Figuren im Text.



LEIPZIG

Verlag von Wilhelm Engelmann

1904.

Ausgegeben den 19. Januar 1904.

Inhalt.

Mitteilung.

Beiträge für die Zeitschrift bitten wir an Herrn **Prof. Ehlers** in Göttingen einzusenden. Im Interesse einer raschen und sicheren Veröffentlichung liegt es, daß die Manuskripte völlig **druckfertig** eingeliefert werden, da mit nachträglichen Einschiebungen und ausgedehnten Abänderungen während der Korrektur Zeitverlust und sonstige Unzuträglichkeiten verbunden sind. Bei der Disponierung der Zeichnungen ist darauf zu achten, daß der Raum des in der Zeitschrift üblichen Tafelformates nicht überschritten wird. Für Textfiguren bestimmte Zeichnungen sind auf **besonderen** Blättern beizulegen.

Die Verlagsbuchhandlung **Wilhelm Engelmann.** Die Herausgeber **v. Kölliker. Ehlers.**

Die Herren Mitarbeiter der »Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie« erhalten von ihren Abhandlungen und Aufsätzen 40 Sonderabdrucke unberechnet. Weitere Exemplare werden auf Wunsch gegen Erstattung der Herstellungskosten geliefert **unter der Voraussetzung, daß sie nicht für den Handel bestimmt sind.**

Zeitschrift

für

WISSENSCHAFTLICHE ZOOLOGIE

begründet

von

Carl Theodor v. Siebold und Albert v. Kölliker

herausgegeben von

Albert v. Kölliker und **Ernst Ehlers**

Professor a. d. Universität zu Würzburg — Professor a. d. Universität zu Göttingen

Sechsundsiebzigster Band

Zweites Heft

Mit 9 Tafeln und 7 Figuren im Text.

LEIPZIG

Verlag von Wilhelm Engelmann

1904.

Ausgegeben den 8. März 1904.

Inhalt.

Mitteilung.

Beiträge für die Zeitschrift bitten wir an Herrn **Prof. Ehlers** in Göttingen einzusenden. Im Interesse einer raschen und sicheren Veröffentlichung liegt es, daß die Manuskripte völlig **druckfertig** eingeliefert werden, da mit nachträglichen Einschiebungen und ausgedehnten Abänderungen während der Korrektur Zeitverlust und sonstige Unzuträglichkeiten verbunden sind. Bei der Disponierung der Zeichnungen ist darauf zu achten, daß der Raum des in der Zeitschrift üblichen Tafelformates nicht überschritten wird. Für Textfiguren bestimmte Zeichnungen sind auf **besonderen** Blättern beizulegen.

Die Verlagsbuchhandlung **Wilhelm Engelmann.** Die Herausgeber **v. Kölliker. Ehlers.**

Die Herren Mitarbeiter der »Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie« erhalten von ihren Abhandlungen und Aufsätzen 40 Sonderabdrucke unberechnet. Weitere Exemplare werden auf Wunsch gegen Erstattung der Herstellungskosten geliefert **unter der Voraussetzung, daß sie nicht für den Handel bestimmt sind.**

Zeitschrift

für

WISSENSCHAFTLICHE ZOOLOGIE

begründet

von

Carl Theodor v. Siebold und **Albert v. Kölliker**

herausgegeben von

Albert v. Kölliker und **Ernst Ehlers**

Professor a. d. Universität zu Würzburg — Professor a. d. Universität zu Göttingen

Sechsundsiebzigster Band

Drittes Heft

Mit 9 Tafeln und 9 Figuren im Text.

LEIPZIG

Verlag von Wilhelm Engelmann

1904.

Ausgegeben den 22. März 1904.

Inhalt.

Seite

Mitteilung.

Beiträge für die Zeitschrift bitten wir an Herrn **Prof. Ehlers** in Göttingen einzusenden. Im Interesse einer raschen und sicheren Veröffentlichung liegt es, daß die Manuskripte völlig **druckfertig** eingeliefert werden, da mit nachträglichen Einschiebungen und ausgedehnten Abänderungen während der Korrektur Zeitverlust und sonstige Unzuträglichkeiten verbunden sind. Bei der Disponierung der Zeichnungen ist darauf zu achten, daß der Raum des in der Zeitschrift üblichen Tafelformates nicht überschritten wird. Für Textfiguren bestimmte Zeichnungen sind auf **besonderen** Blättern beizulegen.

Die Verlagsbuchhandlung **Wilhelm Engelmann.** Die Herausgeber **v. Kölliker. Ehlers.**

Die Herren Mitarbeiter der »Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie« erhalten von ihren Abhandlungen und Aufsätzen 40 Sonderabdrucke unberechnet. Weitere Exemplare werden auf Wunsch gegen Erstattung der Herstellungskosten geliefert **unter der Voraussetzung, daß sie nicht für den Handel bestimmt sind.**

Zeitschrift

für

WISSENSCHAFTLICHE ZOOLOGIE

begründet

von

Carl Theodor v. Siebold und Albert v. Kölliker

herausgegeben von

Albert v. Kölliker und **Ernst Ehlers**

Professor a. d. Universität zu Würzburg — Professor a. d. Universität zu Göttingen

Sechsundsiebzigster Band

Viertes Heft

Mit 3 Tafeln und 46 Figuren im Text.

LEIPZIG

Verlag von Wilhelm Engelmann

1904.

Ausgegeben den 12. April 1904.

QM9

Inhalt.

Mitteilung.

Beiträge für die Zeitschrift bitten wir an Herrn **Prof. Ehlers** in Göttingen einzusenden. Im Interesse einer raschen und sicheren Veröffentlichung liegt es, daß die Manuskripte völlig **druckfertig** eingeliefert werden, da mit nachträglichen Einschiebungen und ausgedehnten Abänderungen während der Korrektur Zeitverlust und sonstige Unzuträglichkeiten verbunden sind. Bei der Disponierung der Zeichnungen ist darauf zu achten, daß der Raum des in der Zeitschrift üblichen Tafelformates nicht überschritten wird. Für Textfiguren bestimmte Zeichnungen sind auf **besonderen** Blättern beizulegen.

Die Verlagsbuchhandlung **Wilhelm Engelmann.** — Die Herausgeber **v. Kölliker. Ehlers.**

Die Herren Mitarbeiter der »Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie« erhalten von ihren Abhandlungen und Aufsätzen 40 Sonderabdrucke unberechnet. Weitere Exemplare werden auf Wunsch gegen Erstattung der Herstellungskosten geliefert **unter der Voraussetzung, daß sie nicht für den Handel bestimmt sind.**
